С.Ю. Попов

ТАЙНЫ ТАЙНОБРАЧНЫХ

Москва
2006

С.Ю. Попов. Тайны тайнобрачных. М., 2006. 44 с.

Тайнобрачные растения, криптогамы (Cryptogatae), группа растений, не имеющих цветков (папоротники, хвощи, плауны, селагинеллы, полушники, псилотовые и близкие к ним растения, мхи и др.). Термин предложен К. Линнеем. Цветковые растения он назвал явнобрачными растениями, или фанерогамами

Москва

2006

С ЧЕГО ВСЕ НАЧИНАЛОСЬ?

ДРЕВНЕЙШИЕ НАЗЕМНЫЕ РАСТЕНИЯ

О чем рассказывают ископаемые остатки

Около 450 млн лет назад, в конце ордовикского – начале силурийского периода, поверхность Земли, не занятая морем, была необитаема и пустынна. Все живое могло существовать только вблизи воды. На голых камнях, песках, галечниках и глине встречались только отдельные редкие лишайники, а на болотистых побережьях морей и в эстуариях рек, где поверхность земли периодически заливалась, росли мелкие зеленые водоросли.

Начало процесса эволюции высших растений, видимо, было очень длительным. Много раз менялись условия существования на Земле, пока растения окончательно завоевали сушу. Для этого им в первую очередь пришлось обзавестись структурой, предохраняющей от высыхания на воздухе, – кутикулой, наружной восковой пленкой. Однако сплошная оболочка не позволяла бы растениям дышать, поэтому в ней имеются устьица, с помощью которых можно регулировать интенсивность газообмена и испарения влаги.

Другое важное свойство, которое приобрели наземные растения, – твердые ткани, состоящие из сосудов, придающих стеблю вертикальное положение. По сосудам же осуществляется и транспорт воды к верхним частям растения.

Еще одним приспособлением к жизни растений на суше оказалось появление у их спор твердой оболочки, защищающей от неблагоприятных изменений среды, высыхания и разрушения грибами.

Рис. 1. Реконструкция внешнего вида Cooksonia

Куксония

Первые остатки земноводных растений были найдены в Ирландии. Они датируются возрастом 420 млн лет (средний силур) и представлены маленькими (несколько сантиметров длиной) ветвящимися стеблями. В первое время они были немногочисленны и распространились более или менее широко, по-видимому, лишь к концу силурийского периода. Наиболее известное растение силурийской флоры – куксония (Cooksonia), получившая название в честь палеоботаника Изабеллы Куксон. Куксония отличалась крайней простотой строения: дихотомически ветвящиеся стебли без листьев и цветков (рис. 1). Функцию корней, вероятно, выполняли горизонтальные подземные продолжения стеблей (корневища), покрытые корневыми волосками.

В течение многих миллионов лет – до начала девонского периода – куксония была основным видом болотистых побережий материков. Ископаемые остатки этих растений (рис. 2) найдены в различных частях земного шара.

Рис. 2. *Cooksonia pertoni*. Южный Уэльс, верхний силур. Высота растения 3,7 см

Загадочные растения

Из силурийского периода известны остатки и других растений, совершенно непохожих на куксонию. По своему внешнему виду и жизненным формам они походили, с одной стороны, на водоросли, а с другой – на накипные лишайники. Жили они на поверхности суши и совершенно не зависели от воды.

Наиболее известны из них нематоталлус (Nematothallus), парка (Parka) и пахитека (Pachytheca). Остатки нематоталлуса известны из отложений от среднесилурского до раннедевонского возраста и выглядят как черные пятна неправильной формы размером 0,5–6 см (рис. 3). Растения эти имели толстую кутикулу, на срезах которой видны некие клеткоподобные образования (рис. 4), в то время как у других наземных растений кутикула представляет собой сплошную пленку. Поэтому кутикулу нематоталлуса называют псевдоклеточной. Под кутикулой этого растения располагался мат (таллом), состоявший из тонких нитей или трубочек диаметром от 3 до 40 мкм* и по некоторым чертам строения сходный с талломом нынешних лишайников. Внутри мата располагались и споры нематоталлуса.

Таллом парки размером от 0,5 до 7 см имел округлую или неправильную форму и был покрыт несущими споры дисками около 2 мм в диаметре (рис. 5, 6, 8). Долгое время эти остатки считали отпечатками водорослей, яиц насекомых, лягушачьей икры, ягод, выглядящих, как ежевика, и даже яйцами ракоскорпиона. За растение парку признали лишь после того, как в 1891 г. были обнаружены ее споры (рис. 7).

Отпечатки парки находят в слоях возрастом около 400 млн лет, т.е. относящихся к концу силурийского – началу девонского периодов.

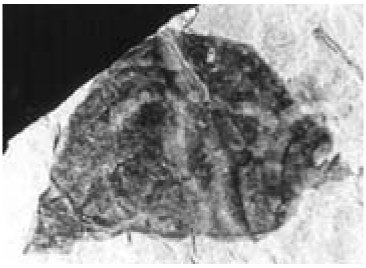


Рис. 3. Nematothallus. Уэльс, нижний девон. Диаметр растения 5 см

Рис. 4. Псевдоклеточная структура кутикулы Nematothallus. Шотландия, нижний девон. Диаметр клетки около 9 мкм

Рис. 6. *Parka decipiens* со спорангиями. Шотландия, нижний девон. Ширина растения 2,1 см

Рис. 7. Споры *Parka decipiens*. Шотландия, нижний девон. Диаметр споры 35 мкм

Рис. 5. *Parka decipiens.* Шотландия, нижний девон. Размер растения 3 см

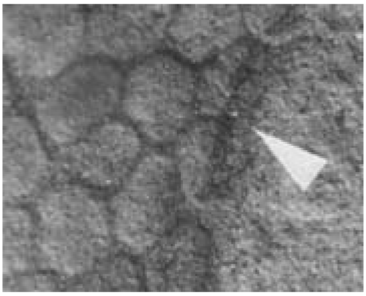


Рис. 8. Спорангии *Parka decipiens* (показаны стрелочкой). Шотландия, нижний девон. Ширина фото под микроскопом 0,8 мм

Остатки пахитеки, третьего растения из этой группы, также населявшего Землю в раннем девоне, представлены маленькими шариками неясных очертаний диаметром от 1 до 7 мм (рис. 9). На поперечном срезе видно, что они имели внутренний слой, состоящий из радиально расположенных трубочек, сходившихся в центральном ядре.

И нематоталлус, и парка, и пахитека – загадочные растения. Их происхождение и систематическое положение до сих пор окончательно не выяснены. По всей видимости, это был один из тупиковых путей освоения растениями суши, окончившийся полным вымиранием представителей этой группы в результате усилившейся конкуренции со стороны сосудистых растений.

Колючие растения

В начале девонского периода на суше появились новые группы растений. Основными их особенностями оставались относительно небольшие (не более 0,5 м) размеры и крайняя простота строения. Например, саудония (Sawdonia ornata) не имела листьев, но зато обладала колючками (рис. 10). Впрочем, по своим функциям – увеличение ассимиляционной поверхности – эти колючки, наверное, можно считать аналогами листьев. Ведь растения тех времен не нуждались в защите от поедания наземными позвоночными, которые появились не раньше среднего девона. Саудония произрастала густыми зарослями, в которых отдельные растения поддерживали друг друга с помощью колючек – так поддерживают друг друга люди, положив руки на плечи; так же поддерживают друг друга в дернинке растения сфагновых мхов.

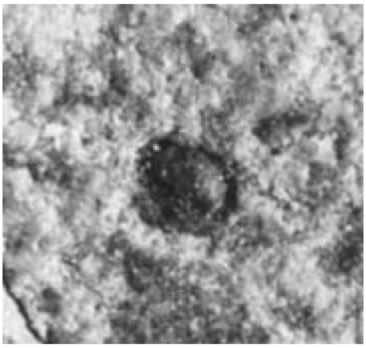


Рис. 9. Pachytheca

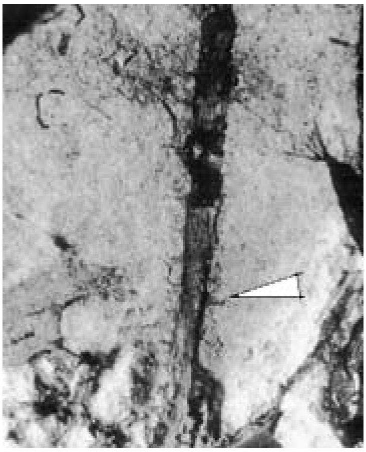


Рис. 10. *Sawdonia ornata*. Шотландия, нижний девон. Высота растения 6 см (стрелкой показаны колючки)

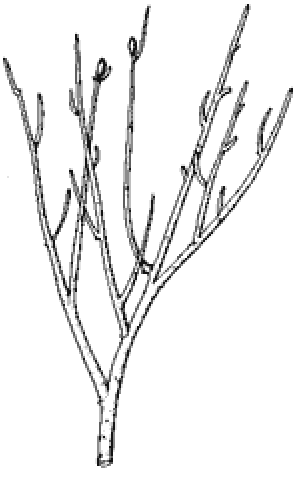


Рис. 11. Реконструкция ринии

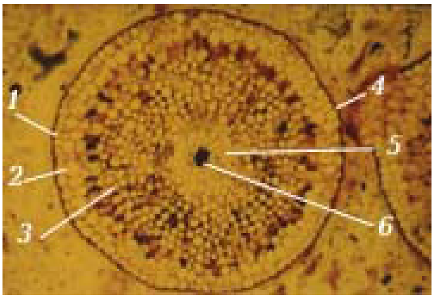


Рис. 12. Поперечное сечение стебля *Rhynia gwynnevaughanii*. Райни, Шотландия, нижний девон. Диаметр 1,3 мм: 1 – кутикула; 2 – наружный слой фотосинтезирующих клеток, но еще не эпидермис; 3 – склеренхима со стереидными пучками проводящих клеток (аналоги сосудов), придающими стеблю жесткость; 4 – устьице; 5 – центральный пучок клеток; 6 – центральная полость

Еще одно растение из раннего девона – *Drepanophycus spinaeformis* – также имело толстый стебель, усаженный колючками.

Райниевый черт

Множество ископаемых остатков примитивных растений находят в кремнистых сланцах в Шотландии, недалеко от г. Абердина. Около 400 млн лет назад здесь была вулканическая гейзерная долина. Гейзеры извергались не постоянно, а с перерывом в несколько лет, во время которого на излившихся теплых водах, обогащенных кремнием, активно развивалась растительность. При очередном возобновлении активности гейзера растения затоплялись водой, а их остатки сохранялись в виде торфа. Таким образом и образовались здесь кремнистые сланцы, получившие название «райниевый черт» (от близлежащей деревни Райни и английского названия этой породы – chert).

Одно из растений, найденных в этих слоях, получило название риния (Rhynia). На рис. 11 показан внешний вид ринии, а на рис. 12 – поперечное сечение стебля этого растения, имевшего диаметр немногим более миллиметра. Предположительно, именно ринии стали предками сосудистых растений.

Примерами других растений, встречающихся в райниевом черте, могут служить астероксилон (Asteroxylon) и хорнеофитон (Horneophyton). Астероксилон (рис. 13) по строению был сходен со мхами. На рис. 14 показаны его сосуды, укрепленные кольцевыми и спиральными волокнами (утолщениями). Остатки хорнеофитона (рис. 15) найдены вместе с сохранившимися спорангиями (рис. 16) и спорами (рис. 17). Развитие спор в так называемых тетрадах (группах по четыре) – характерный признак высших растений.

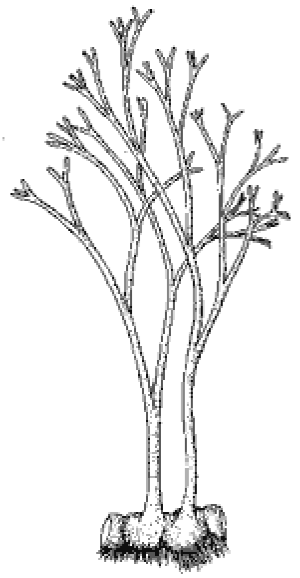


Рис. 15. Реконструкция Horneophyton

Рис. 16. Спорангий *Horneophyton lignieri*. Ширина 2 мм

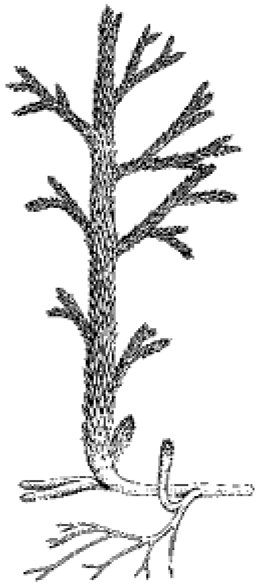


Рис. 13. Реконструкция Asteroxylon

Рис. 14. Сосуды в стебле *Asteroxylon mackiei*. Райни, Шотландия, нижний девон. Диаметр сосуда 25 мкм

Рис. 17. Тетрады спор *Horneophyton lignieri*. Диаметр терады 50 мкм

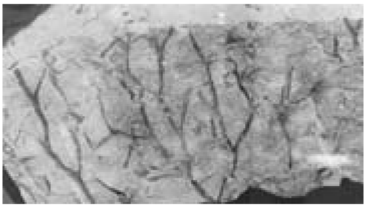


Рис. 18. *Gosslingia breconensis*. Уэльс, нижний девон. Ширина фото 7 см

Рис. 19. *Rhacophyton condrusorum*. Бельгия, верхний девон. Длина веточки 6 см

Рис. 20. Синангии *Rhacophyton condrusorum*. Диаметр одного синангия 2,5 см

Райниевый черт также богат гифами грибов и остатками мелких членистоногих, что говорит о том, что уже в то время на Земле сформировались полноценные наземные экосистемы.

Еще одним представителем раннедевонской флоры является госслингия (Gosslingia, рис. 18). Как и растения, известные из райниевого черта, она характеризуется примитивным строением: отсутствием листьев (газообмен осуществлялся всей поверхностью стебля) и дихотомически ветвящимися веточками, завивающимися по мере роста в спираль.

Дальнейшие события

Если начальный этап эволюции наземных растений был очень длительным (виды, известные из силурийского периода, можно пересчитать по пальцам, а флора оставалась неизменной на протяжении десятков миллионов лет), то в девонском периоде ее темпы увеличиваются во много раз. Уже из отложений среднего девона известны остатки весьма сложно организованных растений, например, древовидных папоротников высотой в несколько метров. В позднем девоне их потомки приобрели способность не только к апикальному (верхушечному), но и к латеральному (в толщину) росту стебля – на Земле появились первые настоящие древесные растения, высота которых превышала 8 м.

Начиная со среднего девона эволюция приводит к появлению у растений листьев – они образовывались в результате уплощения и слияния соседних веточек. Примером одной из стадий этого процесса может служить позднедевонское папоротникообразное растение Rhacophyton (рис. 19) – оно не обладало настоящими листьями, но характер его ветвления очень напоминает лист папоротника. Спорангии этого растения слились в более крупные кластеры – синангии, диаметром около 2,5 см (рис. 20).

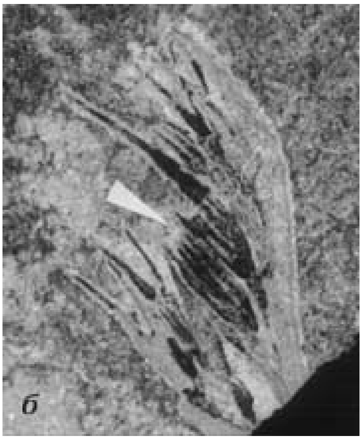


Рис. 21. *Moresnetia zalesskyi*. Бельгия, верхний девон. Длина веточки 6 см: а – веточка с семенами; б – семя (показано стрелочкой)

Из позднего же девона известны и древнейшие семенные растения. Их вегетативные органы были отчетливо разделены на лист, стебель и корень (или корневище). Одно из них – мореснетия (Moresnetia, рис. 21). Покровы семени у этого растения еще не полностью сформировались и образуют подобие чашечки, в которой семя закрыто только с одного конца.

Каламиты

Каламиты (Calamites, рис. 22–26) – древесные растения высотой до 20 м. Произрастали на болотистых местах в начале каменноугольного периода. Отпечатки этих растений встречаются наиболее часто в залежах каменного угля.

Термин «каламиты» первоначально использовали для обозначения ребристых узлов в мягкой паренхиме стебля ископаемых растений, но позже этим словом стали называть ископаемые древовидные хвощи.

Каламиты с жесткими дугообразными листьями, основание которых находится на узлах стебля, относят к роду Asterophyllites (рис. 25), а с мягкими листьями, образующими овальные и звездчатые мутовки, – к роду Annularia (рис. 26).

Рис. 23. Реконструкция раннекарбонового лесо-болота, экспонирующаяся в зоопарке г. Эммена (Нидерланды). Каламиты, которые здесь представлены, имеют редковетвистые побеги и называются стилокаламитами (Stylocalamites). Древовидные хвощеобразные с густоветвистыми побегами (см. рис. 24) называют диплокаламитами (Diplocalamites)

Рис. 22. Отпечаток ископаемого каламита. Длин отпечатка 2 м

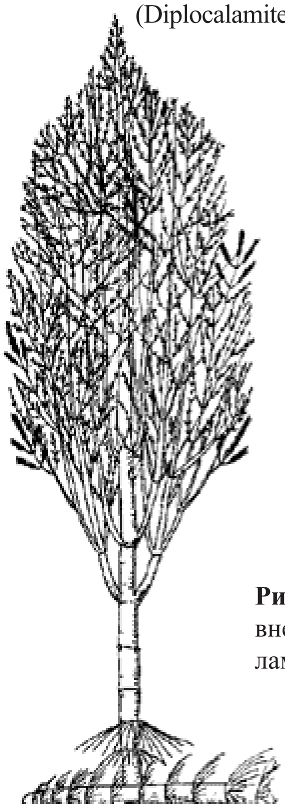


Рис. 24. Реконструкция внешнего вида диплокаламита (Diplocalamites)

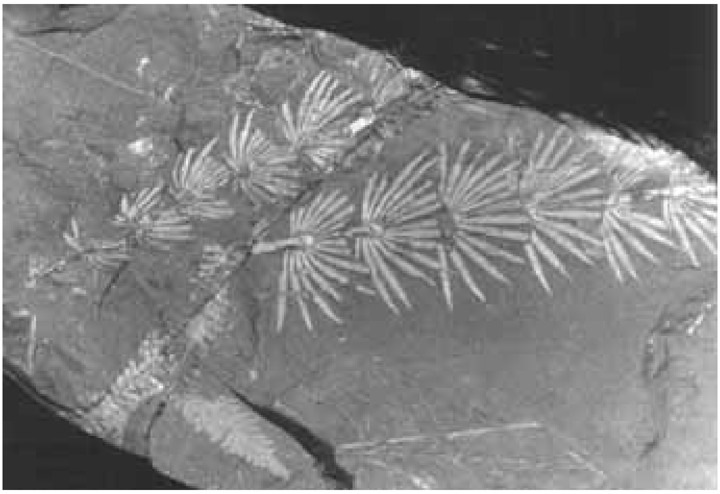


Рис. 25. Отпечаток веточки Asterophyllites equisetiforme, растения из группы каламитов

Рис. 26. Отпечаток ископаемого *Annularia sphenophylloides*

Лепидодендроны

Древовидные плауны лепидодендроны (Lepidodendrales, рис. 27–28) произрастали на болотах раннего карбона. Некоторые из них достигали в высоту 40 м (подробнее об ископаемых хвощах и плауновидных см. «Биология», № 8, 16/2001) .

Рис. 27. Отрезок стебля *Lepidodendron aculeatum* с листовыми рубцами (ширина фото 15 см)

Рис. 28. Веточки с листьями *Lepidodendron lycopodioides* (высота фото 21 см)

Голосеменные растения

Ветки ископаемых голосеменных по внешнему виду были очень сходны с ветвями одного из видов ныне живущих араукарий (порядок Araucariaceae), а именно Araucaria heterophylla. Но, в отличие от последней, они имели жесткие, треугольные в поперечном сечении, в основании низбегающие вдоль побега, S-образно скрученные листья. Кроме того, побеги этих растений имели перистую форму из-за того, что ветвления второго и третьего порядков были расположены в одной плоскости.

Вальчия

Веточки последнего порядка несут вогнутые S-образные листья размером 5–8 мм в длину и 1 мм в ширину. Основание листа расположено параллельно веточке. Очень распространенный вид. Начало пермского периода

Одними из наиболее известных ископаемых голосеменных являются так называемые вальчия-подобные. Впервые род вальчия (Walchia) описал в 1825 г. палеоботаник Стернберг, отнеся к нему множество отпечатков ископаемых растений, часто весьма не похожих друг на друга (рис. 29–35). Позже эти образцы были пересмотрены другими учеными, выделившими многие из них в отдельные группы (рода) семейства вальчиевых (Walchiaceae) класса хвойных (Pinopsida).

Рис. 29. *Walchia piniformis* (ширина фото 10 см).

Рис. 30. *Otovicia (Walchia) hypnoides* (ширина фото 9 см). Побеги несут жесткие, короткие, черепитчато налегающие листья

Рис. 31. *Culmitzschia speciosa*, растение из группы вальчия-подобных (длина побега 11,5 см). Крупные растения с довольно толстыми ветвями. Веточки последнего порядка более тонкие: вместе с листьями 14 мм в диаметре. Листья S-образные, низбегающие (основание охватывает побег), отстоящие от ветви под довольно большим углом, длиной до 12 мм

Рис. 32. *Ernestiodendron filiciforme*, растение из группы вальчия-подобных (длина ветви 4,5 см). Листья перпендикулярны веточке, а кончик листа загнут перпендикулярно

Рис. 33. Мужской стробил Walchianthus sp. Длина стробила 3,3 см

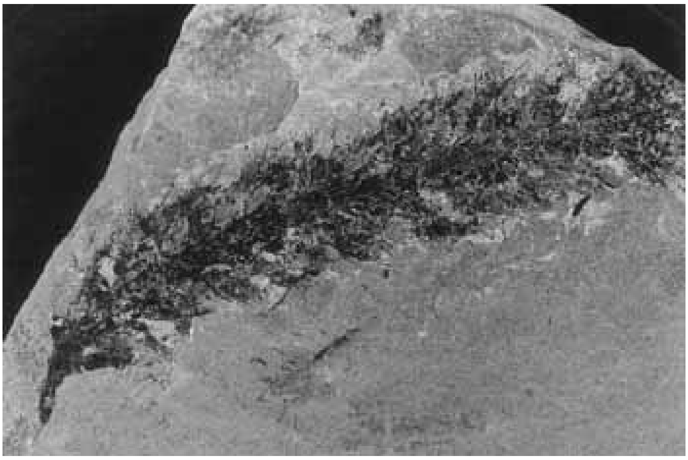


Рис. 34. Женские стробилы Walchiostrobus (длина 4 см). Стробилы прикреплялись к побегу на небольшой ножке и располагались вертикально

Рис. 35. Семя вальчия-подобных голосеменных (длина 1 см) сердцевидной формы с раздваивающимся кончиком

Семенные папоротники

Семенные папоротники из группы каллиптерид (от названия одного из родов – Callipteris) известны с позднего карбона, хотя наиболее широко были распространены во время пермского периода. Эти растения отличались зонтикообразными стробилами характерной формы, с семенами, расположенными на их внутренней поверхности (рис. 36). Перистые папоротникообразные листья (вайи) каллиптерид имели доли второго и третьего порядков (рис. 37, 38). В высоту эти растения достигали 1 м.

Помимо каллиптерид, к семенным папоротникам относят также представителей ископаемых родов тениоптерис (Taeniopteris, рис. 40), нейроптрис (Neuropteris, рис. 39), одонтоптерис (Odontopteris) и др.

Кордаиты

В экосистемах позднего карбона главную роль играли кордаиты – древовидные голосеменные растения с ремневидными, иногда очень длинными, листьями (рис. 41–47). Они встречаются и в отложениях пермского периода, хотя

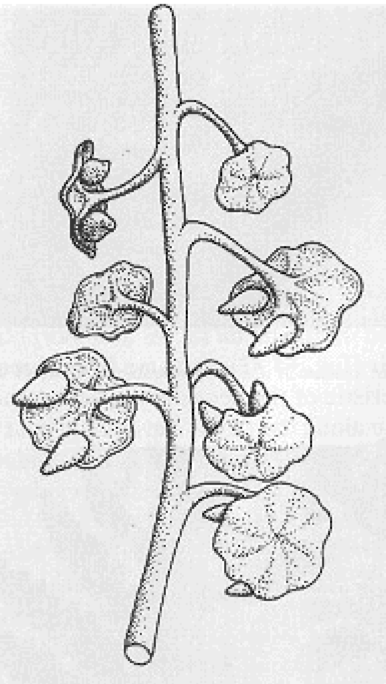


Рис. 36. Семяносный побег семенного папоротника из группы каллиптерид

Рис. 37. *Autunia conferta* из группы каллиптерид (ширина фото 6 см). Листовые пластинки (большинство их прикреплено под углом к оси ветви) густорасположенные и низбегающие (охватывающие своим основанием веточку). Длина их составляет 1 см в длину и 5 мм в ширину. Ветвление листа перистое

Рис. 39. Фрагмент побега Neuropteris sp.

Рис. 38. *Gracilopteris bergeronii* из группы каллиптерид. Длина образца 3,2 см. Листья хорошо различаются узкими прямыми долями, расположенными перепендикулярно к оси жилки

Рис.40. *Taeniopteris multinervis* из группы семенных папоротников. Длина листа 10,8 см. Этот вид имел очень длинные листья (до 40 см) с параллельными краями и, возможно, был предком цикадовых (саговников)

к тому времени уже утрачивают свое господство в растительном покрове. В конце пермского периода кордаиты вымерли.

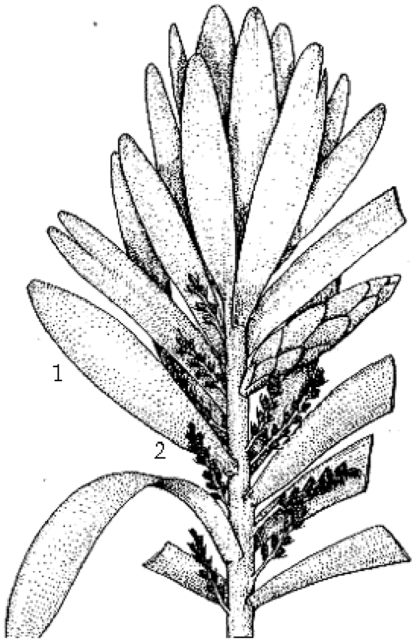


Рис. 41. Реконструкция ветви кордаита: 1 – лист; 2 – стробил

Рис. 42. Фрагмент листа кордаита *Cordaites principalis*

Листья других кордаитов имели различную форму, например, с закругленной верхушкой, или были узкими и маленькими, похожими на хвою.

Листья наиболее обычного вида из этой группы, Cordaites principalis, отличались вытянутой формой с гладкими краями и варьировали в длину от 20 до 70 см и от 3 до 7 см в ширину. Пластинка листа имела отчетливо выраженные параллельные «ложные» (т.к. в них отсутствовала ксилема) жилки (рис. 42).

Помимо листьев в ископаемых остатках довольно часто встречаются и генеративные побеги кордаитов. Они достигали в длину 30 см и имели форму кисти или колоса – семязачатки (в женских) и пыльники (в мужских стробилах) в них располагались на длинных ножках (рис. 43, 44). Кордаиты были двудомными растениями, но по внешнему виду их мужские и женские стробилы очень похожи. Во влагалищах спорофиллов

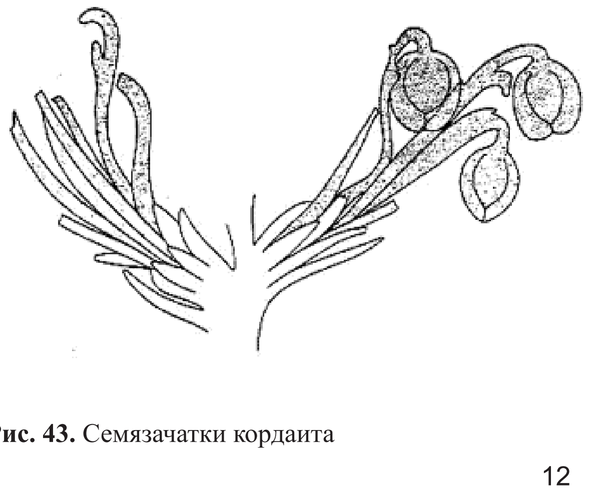


Рис. 43. Семязачатки кордаита

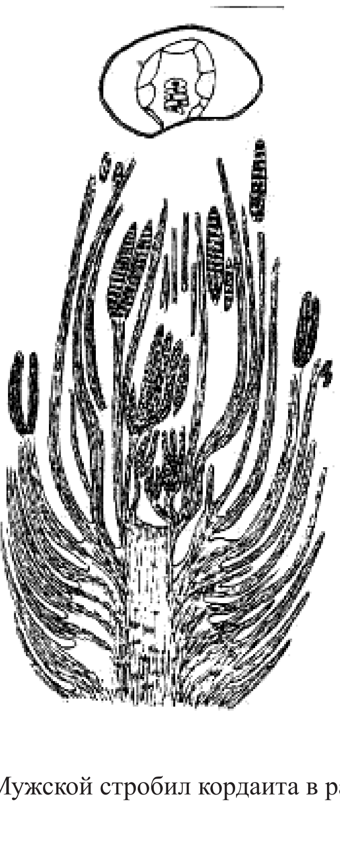


Рис. 44. Мужской стробил кордаита в разрезе

находились два ряда маленьких побегов с мужскими или женскими половыми органами.

Пылинки кордаитов имели эллиптическую форму при размерах около 50 мкм (рис. 45). Интересно, что в многочисленных хорошо сохранившихся семязачатках кордаитов не обнаружено пыльцевых трубок. Это говорит о том, что у этих растений оплодотворение, скорее всего, происходило в водной среде с участием подвижных сперматозоидов.

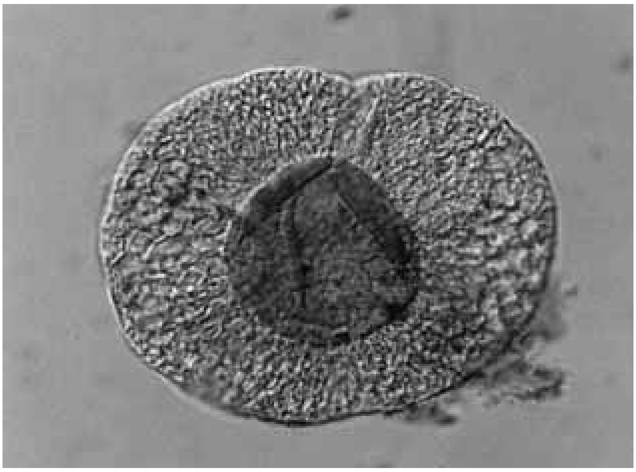


Рис. 45. Пыльца кордаита

Семена кордаитов варьировали в размерах от нескольких миллиметров до двух сантиметров, имели сердцевидную форму и были уплощены с боков. У некоторых видов семена были крылатыми.

Внутренняя часть ствола кордаитов рода кордаксилон (Cordaixylon) у взрослых растений была полой за счет отмирания мягкой центральной паренхимы (рис. 46). После отмирания дерева эта центральная полость ствола заполнялась почвенным раствором, который впоследствии затвердевал. Так образовались харатерной формы окаменелости, получившие название артизий (рис. 47). Стволы других кордаитов, которые относят к роду дадоксилон (Dadoxylon), не имели центральной полости. Их древесина ничем не отличалась от древесины современных голосеменных растений.

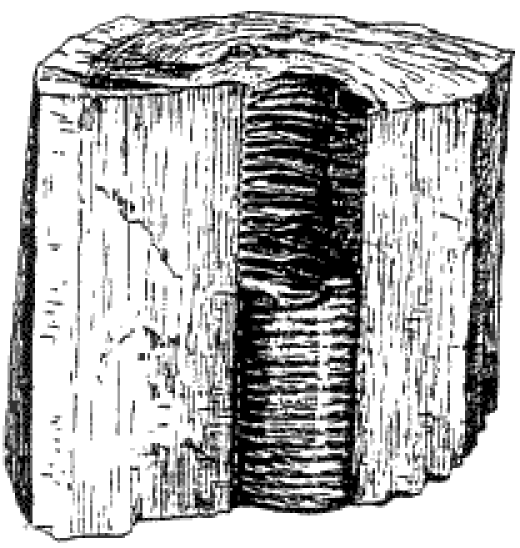


Рис. 46. Внутренняя часть ствола кордаита из рода Cordaixylon

Рис. 47. Артизия

Палеоэкологические исследования показывают, что кордаиты были способны произрастать на крайне бедных или засоленных почвах. На суходолах они образовывали леса из деревьев от 10 до 30 м высотой, а на болотах приобретали кустарниковую или мангровую форму.

КАКИМИ ОНИ СТАЛИ

МИР ХВОЩЕЙ

Equisetum giganteum

Введение

Отдел Хвощеобразные (Sphenophyta, или Equisetophyta), в прошлом разнообразный не только на видовом, но и на родовом и семейственном уровнях, ныне включает единственный род Equisetum. В нем выделяют всего около 30 видов, история которых прослеживается с начала мелового периода. Некоторые из них, такие как Equisetum giganteum из тропиков, достигают 8 м в высоту и 4 см в диаметре. Но большинство видов имеют небольшие размеры – до 30 см в высоту и 0,5–2 см в диаметре. Хвощи являются сосудистыми растениями, способными к половому размножению посредством спор, образующихся в спорангиях на концах стеблей. В клеточных стенках хвощей содержатся гранулы кремнезема, который они аккумулируют из почвенного раствора, что придает их стеблям жесткость и вертикальную устойчивость.

Хвощи издавна использовались в народной медицине как кровоостанавливающее и мочегонное средство. Некоторые виды, например хвощ зимующий (Equisetum hiemale), эпидермис которых особенно богат кремнеземом, использовались для полировки стен.

Распространены хвощи практически по всему земному шару – от тропиков до полярных широт. Экология их также разнообразна – от залитых водой болот до сухих песков и скальных пород (рис. 1).

Внешнее строение

Все современные хвощи являются травянистыми многолетними растениями. Они имеют прямостоячий надземный стебель, развитую сеть подземных корневищ. Стебли и корневища расчленены на узлы и междоузлия, в связи с этим хвощеобразных часто называют членистостебельными (рис. 2). Внешне они отдаленно напоминают бамбук. Узлы стеблей окружены редуцированными чешуевидными листьями, которые называются микрофиллами, и мутовками ветвей (рис. 3). Листья не несут фотосинтетической функции и имеют бурый цвет. Зато клетки стебля и веточек богаты хлорофиллом. Стебли имеют моноподиальное ветвление, они полые внутри. На верхушке стебля хвоща образуются спороносные органы – стробилы (рис. 4). Надземные побеги хвощей отмирают на зиму. Однако среди хвощей

есть и вечнозеленые виды, например, хвощ зимующий – *Equisetum hiemale*).

Как и другие растения, хвощи способны к вегетативному размножению. Оно осуществляется посредством молодых побегов, образующихся в узлах корневищ или в нижних узлах стебля (рис. 5).

В междоузлиях стеблей могут образовываться и корневища, если по какой-либо причине они вступили в контакт с грунтом.

Анатомия

На верхушке стебля находится апикальная меристема, осуществляющая верхушечный рост. Как и у других сосудистых растений, листья и веточки у хвощей образуются из апикальной меристемы. Кроме того, интеркалярная меристема обеспечивает вставочный рост в узлах растения. Из нее образуются клетки, которые наращивают стебель не только в высоту, но, радиально (рис. 6). Поэтому он никогда не имеет строго цилиндрической формы – диаметр узлов всегда немножко меньше диаметра междоузлий (рис. 7).

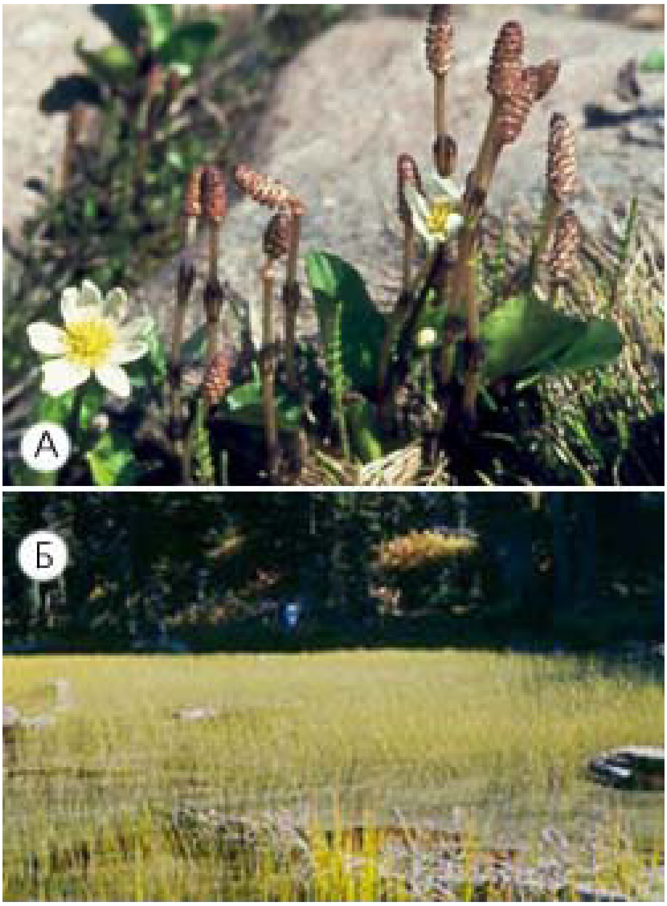


Рис. 1. Экологические крайности хвощей: А – на скалистом субстрате; Б – на болоте

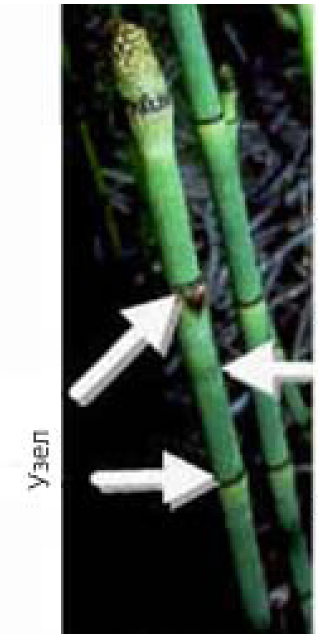


Рис. 2. Строение стебля хвощей

Рис. 3. Узлы стеблей хвоща с мутовками веточек (А) и редуцированными листьями (Б)

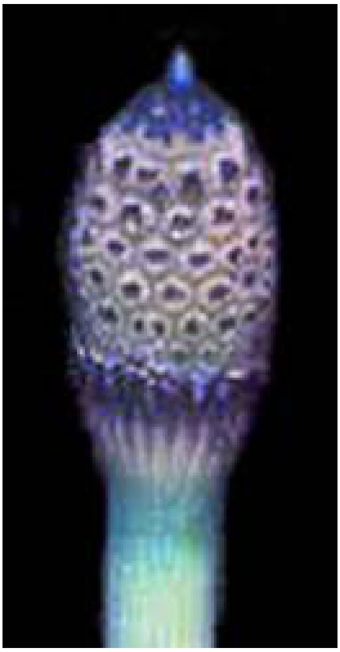


Рис. 4. Стробил на верхушке побега хвоща

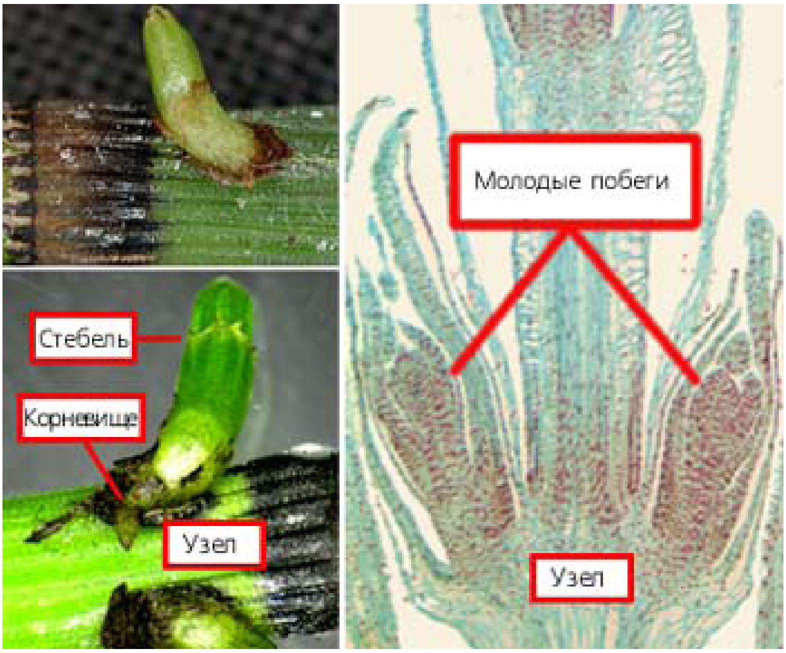


Рис. 5. Вегетативное размножение хвоща: А – внешний вид; Б – вид под микроскопом

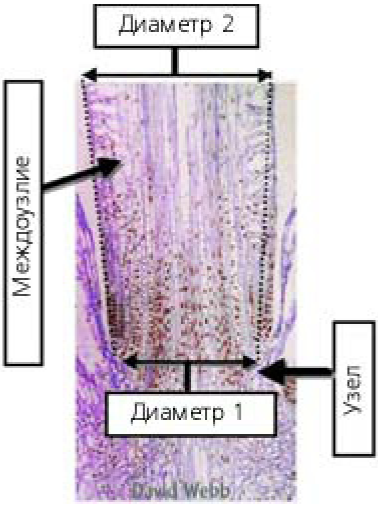


Рис. 6. Вставочный рост меристемы междоузлий

Рис. 7. Модель, демонстрирующая различия апикального и интеркалярного роста

На поперечном срезе междоузлия видно, что оно имеет большую центральную полость, окруженную корой, в которую вписаны многочисленные пучки сосудов (рис. 8). В узле, напротив, центральная полость отсутствует, а его анатомическое строение сходно со строением стеблей других сосудистых растений (рис. 9). Клетки склеренхимы богаты лигнином. В клетках хлоренхимы содержится хлорофилл. Клетки эпидермиса имеют толстую кутинизированную оболочку. Поверхность его шероховатая из-за гранул кремнезема. Они располагаются правильными рядами, так что образуются гребни и бороздки между ними. В бороздках располагаются устьица (рис. 10). Их строение сходно со строением устьиц других сосудистых растений.

Рис. 8. Анатомическое строение междоузлия

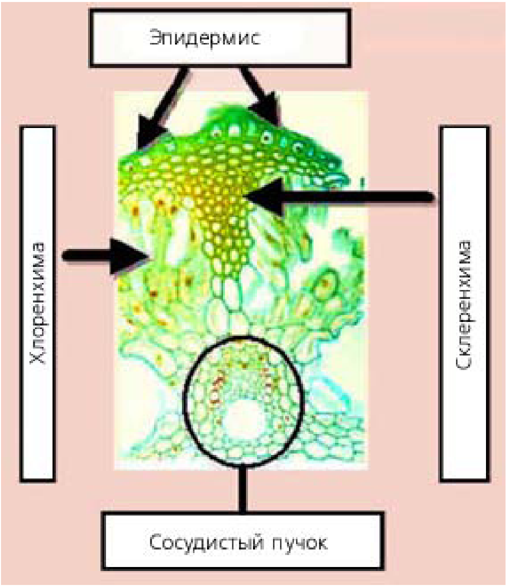


Рис. 9. Анатомическое строение узла

Рис. 10. Устьице на поперечном срезе эпидермиса

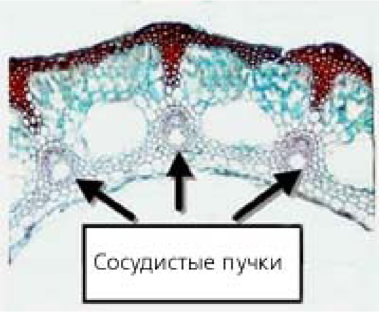


Рис. 11. Расположение сосудистых пучков

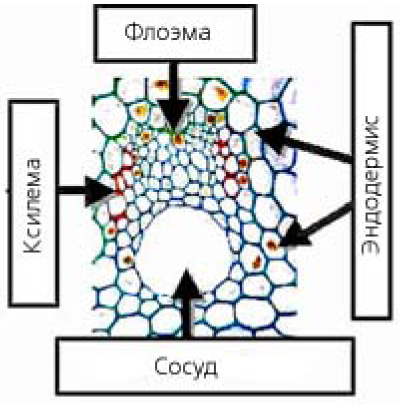


Рис. 12. Строение сосудистых пучков

Пучки сосудов располагаются под кремнеземистыми гребнями. Они состоят из флоэмы и ксилемы (рис. 11, 12). Стела с таким строением называется эустелой.

Генеративные органы

На верхушке вегетативных побегов у хвощей находятся спорангии, собранные в стробилы (рис. 4).

Отдельные спорангии относительно крупные и удлиненные. Они собраны на щитковидных спорангиофорах, или спорофиллах (рис. 13). На каждом спорофилле с внутренней стороны содержится по 5–10 спорангиев – мешочков со спорами (рис. 14). Так как споры хвощей одного размера и из них вырастают бисексуальные заростки, их относят к равноспоровым растениям. Споры имеют сферическую форму и по экватору окружены элатерами – специальными гигроскопическими нитями (рис. 15). В жаркий летний день, при низкой влажности воздуха, в открывшихся спорангиях элатеры спор находятся в скрученном состоянии. Однако, стоит влажности воздуха чуть повыситься (например, после дождя),

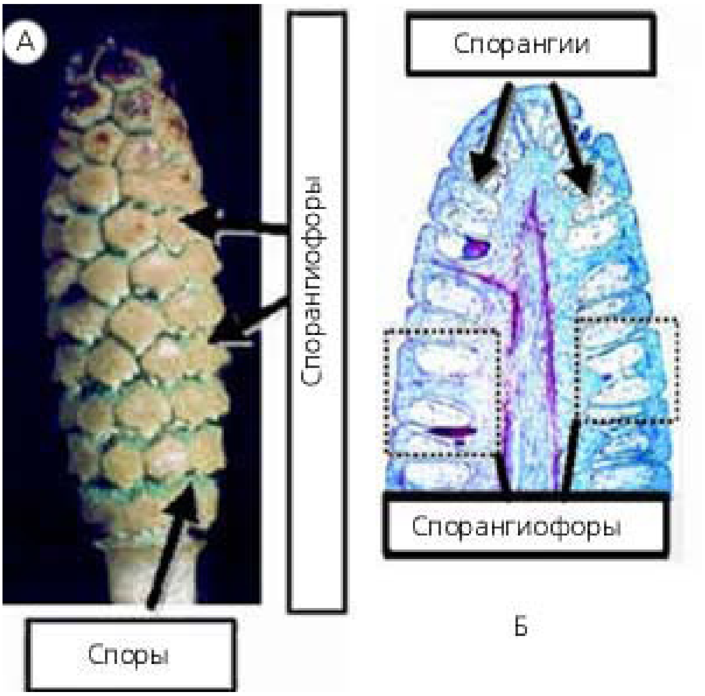


Рис. 13. Зрелый стробил хвоща: А – внешний вид; Б – продольный разрез

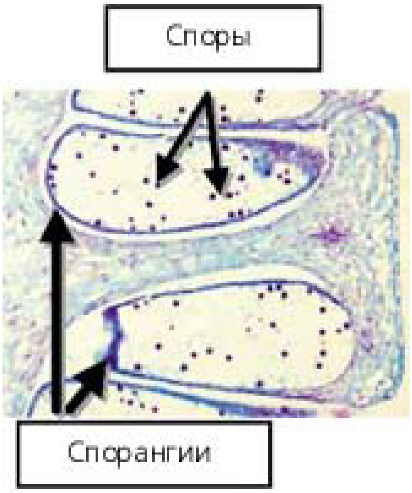


Рис. 14. Строение спорангиев

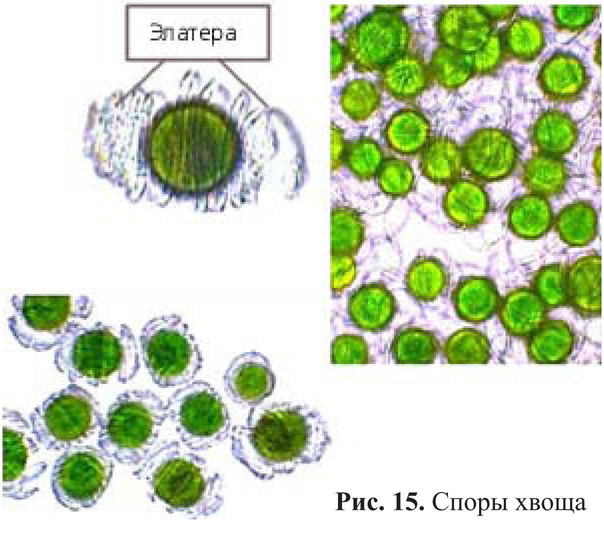


Рис. 15. Споры хвоща

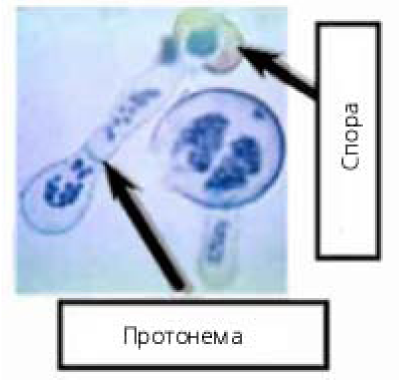


Рис. 16. Прорастающая спора хвоща

элатеры распрямляются и катапультируют споры наружу. Попав на влажную почву, споры прорастают (рис. 16).

Вырастающий из споры заросток гаплоиден. Он имеет ризоиды и способен к фотосинтезу. На заростке со временем появляются женские (архегонии) и мужские (антеридии) органы размножения. После оплодотворения яйцеклетки, находящейся в архегонии, из зиготы вырастает молодой спорофит, дающий начало новому членистостебельному растению.

СЛОВО О МХАХ

Первое знакомство

Среди других растений мохообразные, пожалуй, наименее известны большинству людей. Обычно их замечают как зеленый ковер, покрывающий почву или камни. И это не удивительно. Ведь мхи – наиболее мелкие из наземных растений, у них нет ни ярких цветов, ни вкусных плодов.

Зато они играют очень важную экологическую роль, являясь пионерными видами на обнаженных субстратах. Почти все сукцессии (смены биоценозов) начинаются именно с моховых сообществ. Так, на сухих песках первым появляется мох из группы видов кукушкина льна – политрих волосоносный (Polytrichum piliferum), на влажном песке образует пионерное сообщество другой вид из той же группы –политрих общественный (Polytrichum commune). Именно его обычно называют «кукушкин лен». В открытых водоемах совместно с сосудистыми растениями обычно поселяются сфагновые и гипновые мхи, такие как сфагнум большой (Sphagnum majus), варнсторфия плавающая (Warnstorfia fluitans) и каллиергон гигантский (Calliergon giganteum). Этот перечень можно продолжать до бесконечности. Эти первые растительные сообщества изменяют среду обитания так, что она становится благоприятной для поселения других фитоценозов, закладывая начало для целого ряда смен, завершающихся лесным сообществом. Но не все мхи таковы. Многие из них являются эпифитами, произрастая, как правило, только на деревьях, другие приспособились к произрастанию на камнях.

Если вооружиться простой лупой, можно обнаружить огромное разнообразие облика этих растений – одни из них напоминают миниатюрную сосенку, другие елочку, третьи похожи на травы и даже на папоротники. Часто это можно сделать и без лупы – достаточно лишь наклониться пониже. Среди бриологов существует даже такое негласное правило: невозможно изучить флору мхов какого-либо места, не измазавши штаны на коленках. А для того, чтобы обнаружить некоторые наиболее мелкие виды бриолог должен на четвереньках обползать десятки и сотни квадратных метров.

Мох песчаных пустошей и сухих сосняков *Polytrichum piliferum*

Мох заболоченных лесов, гарей и вырубок *Polytrichum commune*

Болотный мох *Sphagnum majus*

Листостебельный мох хвойных лесов Pleurozium schreberi

Гипновый мох *Calliergon giganteum*

Кого относят к мохообразным?

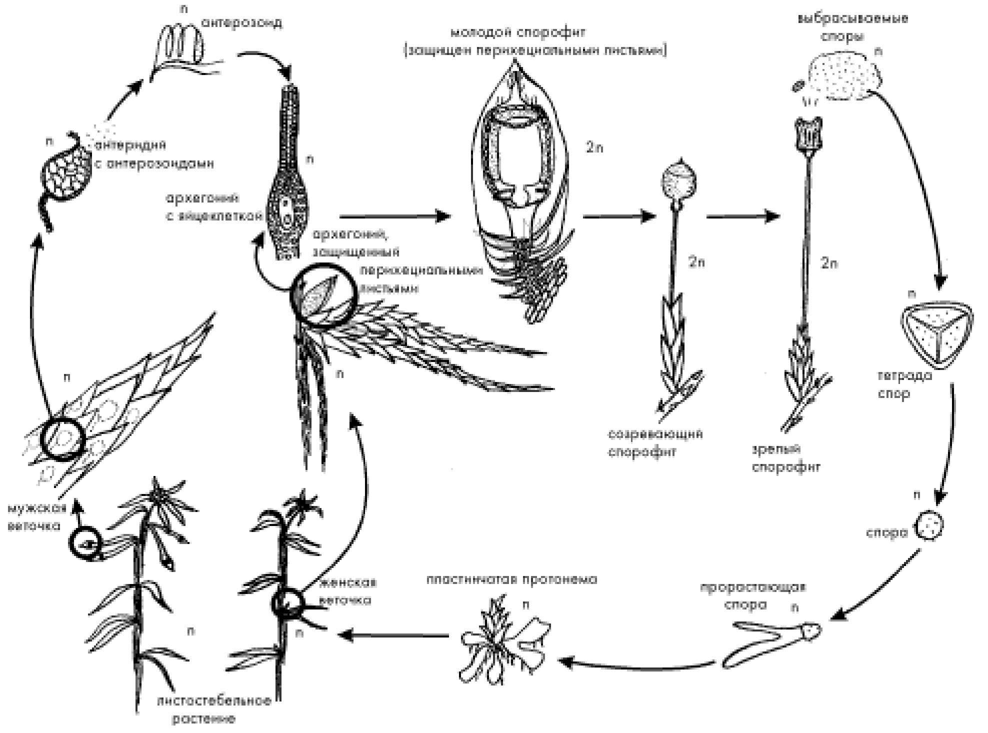
Группа растений, объединяемых под названием «мохообразные», включает наиболее просто устроенные наземные споровые растения, имеющие особые органы размножения – спорогоны, в жизненном цикле которых преобладает гаметофит – гаплоидное листостебельное или слоевищное растение.

Все мохообразные объединяются в одноименный таксон высшего порядка – отдел Bryophyta (отдел в ботанической номенклатуре соответствует типу в номенклатуре зоологической), который в свою очередь делится на три класса: Антоцеротовые (Anthocerotae), Печеночники (Hepaticae) и Листостебельные мхи (Bryopsida, Musci). Наиболее распространены представители последнего класса. Однако в приморских районах, где влажность воздуха велика, печеночники и антоцеротовые также играют немалую роль в покрове.

Но первое место по разнообразию видов и жизненных форм среди мохообразных принадлежит классу Musci. Недаром в пределах него выделяют еще три подкласса — сфагновые (Sphagnidae), андреевые (Andreaeidae) и бриевые, или собственно листостебельные (Bryidae), мхи.

Жизненный цикл мохообразных

Несмотря на то, что листостебельные мхи с одной стороны и печеночники и антоцеротовые – с другой помещены в один отдел, они имеют очень много различий в своем строении. Одной из немногих объединяющих их особенностей является жизненный цикл, состоящий из двух фаз – спорофита и гаметофита. В отличие от папоротников или семенных растений преобладающей фазой является гаметофит, клетки которого содержат гаплоидный набор хромосом. Гаметофит мохообразных представляет собой листостебельное растение или слоевище. На нем из специальных клеток образуются половые органы – антеридии (мужские) и архегонии (женские). Антерозоиды (мужские половые клетки), созревая, выходят из антеридиев и устремляются хемотаксическим способом к архегониям с яйцеклетками. Происходит это только в капельно-жидкой среде – в воде,

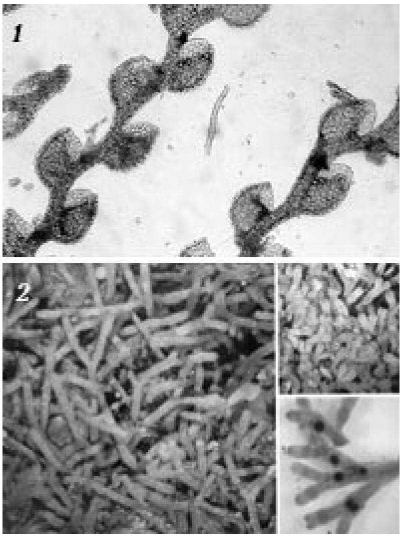


Жизненный цикл мохообразных (на примере сфагнового мха)

скапливающейся на поверхности почвы или в каплях дождя на листьях. Оплодотворенная яйцеклетка дает начало диплоидному спорогону, представляющему собой коробочку на ножке. В коробочке содержится специальная спорогенная ткань, из которой образуются споры. В процессе созревания споры проходят редукционное деление, поэтому они гаплоидны. К моменту созревания коробочки и спор крышечка, которой она накрыта сверху, отделяется, и споры высеваются. Из попавших в подходящие для прорастания условия спор вырастает протонема – «предросток» – представляющая собой в одних случаях тонкую нить из одного слоя клеток, очень напоминающую зеленую водоросль, в других – лопастное слоевище. На протонеме закладываются вегетативные почки, дающие начало взрослому гаметофиту.

О различиях между мхами и печеночниками

Морфология листостебельных мхов и печеночников различается настолько, что их невозможно спутать при определении. Вегетативное тело печеночников, в отличие от мхов, представляет собой таллом. По внешнему виду таллома печеночники делятся на две большие группы, имеющие в систематике ранг подкласса: маршанцевые (Marchantiidae) – с слоевищным талломом и юнгерманниевые (Jungermanniidae) – с талломом, надрезанным до такой степени, что он напоминает листостебельное растение. У мхов же гаметофит дифференцирован на стебель и листья. Однако, строение их совсем не такое, как у гомологичных структур сосудистых растений, поэтому строгое следование терминологии заставило ботаников назвать стебель мхов каулоидом, а листья – филлоидами. Однако эти термины не прижились в разговорном языке даже среди ученых, поэтому их продолжают называть традиционными терминами, имея в виду, что строение их уникальное. Может быть, это связано с тем, что внешний вид многих мхов очень напоминает в миниатюре некоторые сосудистые растения.

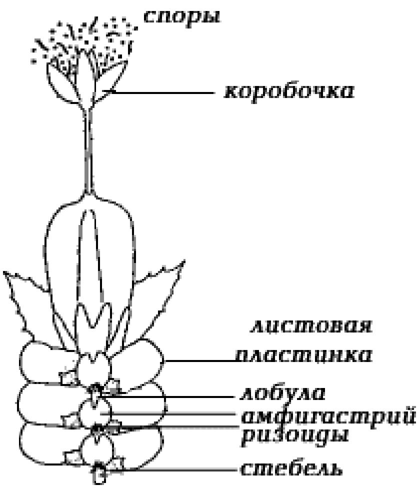


Представители юнгерманниевых печеночников:
1 – *Lejeunea ulicina*, 2 – *Riccia fluitans*

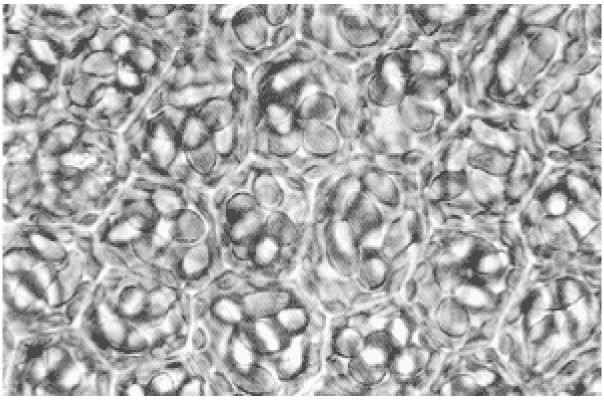
Что же придает специфические черты стеблю и листьям мхов? Во-первых, слабая дифференциация стебля на ткани. У мхов он состоит из центрального цилиндра, заполненного паренхиматическими клетками, выполняющего как запасающую, так и проводящую функции. Центральный цилиндр окружен несколькими слоями склеренхимы, которая, в свою очередь, выполняет проводящую, механическую и защитную функции. Листья же мхов представляют собой пластинки из одного, реже – двух слоев клеток, с центральным тяжем, аналогичным жилке и не имеют устьиц.

Строение печеночных мхов

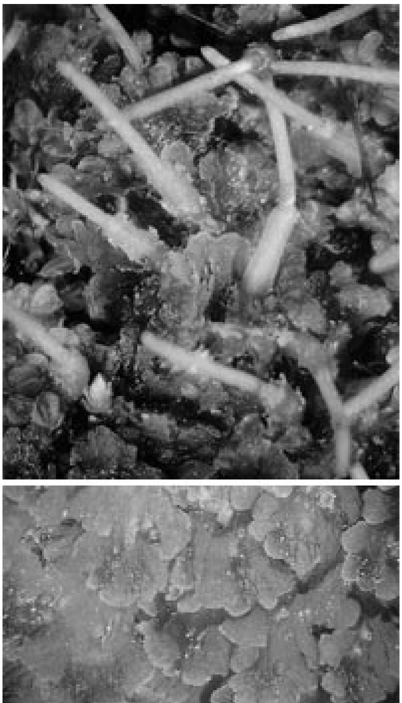
Однако вернемся к сравнению мхов и печеночников. Классификация мхов основана на таких их особенностях, как внешний вид, наличие жилки в листьях, папилл на стенках клеток, характере края листа, дифференциации клеток в основании листа, форме стебля (цилиндрический или уплощенный), характере ветвления стебля и наличии листовых ризоидов. Печеночники же, как уже было сказано, в первую очередь делятся на слоевищные и олиственные. Листовая пластинка олиственных, или юнгерманниевых, называется листовой лопастью и имеет добавочную структуру, называемую лопастинкой (lobula). Листовые лопасти на цилиндрическом талломе расположены в три ряда – два боковых и один снизу, там, где таллом прикрепляется к земле ризоидами. Эти нижние листья называются амфигастриями, или брюшными листьями. Клетки листа печеночников содержат масляные тельца, хорошо заметные у живых растений. Коробочка у печеночников устроена просто



Строение печеночного мха



Клетки печеночного мха с масляными тельцами



Представитель антоцеротовых – *Folioceros fuciformis*

и отмирает сразу после высыпания спор. Она не имеет крышечки, как у настоящих мхов, а просто разрывается на четыре створки, когда споры созреют.

Жизненные стратегии мохообразных

Одной из наиболее сложных задач в современной биологии является выяснение способов существования организмов в окружающей среде, или жизненной стратегии. Довольно просто описать морфологию или изучить онтогенетические стадии. Но для выяснения жизненной стратегии требуются многолетние наблюдения, теоретические находки, в общем, требуется труд не одного поколения ученых. В последние годы в бриологии был сделан такой прорыв. Английские ученые предложили классификацию жизненных стратегий мохообразных. Правда, как и любая первоначальная гипотеза, она слишком схематична, множество видов не вписываются в нее полностью. Однако отточенность идеи – вопрос времени.

Итак, мохообразные делятся на следующие группы.

1. «Беглецы» – группа видов, быстро заселяющих субстрат рассеянными дерновинками, живущих недолго и продуцирующих много спор в первый же год. Сюда относится, например, такой известный вид, как фунария гигрометрическая (Funaria gygrometrica), произрастающая на заброшенных кострищах.

2. «Колонисты» – группа видов, легко заселяющих свежие субстраты сомкнутыми колониями, долго живущих и спороносящих на 2–3-й год. Примером являются такие распространенные мхи, как бриум серебристый (Bryum argenteum) и цератодон пурпурный (Ceratodon purpureus), являющиеся пионерами открытых местообитаний.

3. «Ежегодные странники» – группа видов, каждый год вырастающих в новом месте. Вырастая в данный год в одном месте, они продуцируют споры, а вегетативные их части исчезают из этого местообитания. На следующий год они вырастут там, куда попали их споры.

К этой группе относятся очень мелкие мхи, такие как псевдоэфемерум (Pseudephemerum nitidum) или поттия (Pottia cruda).

4. «Кратковременные странники» – группа видов, способных несколько лет произрастать в одном месте, спороносят на 2–3-й год, мигрируют так же, как виды предыдущей группы. Очень немногочисленная группа. Сюда относится лишь несколько видов Bryum.

5. «Многолетние странники» – группа видов, длительно растущих на толстых стволах лиственных деревьев, спороносящих через каждые 2–3 года, медленно растущих и не исчезающих из местообитания, пока не исчезнет субстрат, на котором они растут (например, пока не упадет дерево). Сюда относятся эпифитные мхи широколиственных лесов – неккера (Neckera), леукодон (Leucodon), ортотрихум (Orthotrichum).

6. «Оседлые долгожители» – наиболее многочисленная группа. К ней относятся почти все широко распространенные лесные и болотные виды мхов (Sphagnum, Drepanocladus, Pleurozium и др.). Отличаются тем, что растут сплошными коврами неопределенно долго в одном и том же месте, редко спороносят.

Значение мохообразных

В наше время, когда человек наконец понял все значение поддержания разнообразия окружающей нас природы, необходимо сохранять и изучать не только экзотические и редкие виды фауны и флоры, но и более обычные, часто даже не сразу заметные глазом.

Экологическая роль мохообразных часто заключается в закреплении почвы, препятствии ее эрозии. Они занимают уникальную экологическую нишу, недоступную многим сосудистым растениям. Они служат пищей и домом для почвенных беспозвоночных и грибов, без которых невозможны разложение отмершей органики и круговорот веществ. Влагоемкая подстилка из мхов в сухих местообитаниях выполняет функцию «промокашки», задерживающей некоторое количество влаги, не дающей ей просочиться сквозь почву, как сквозь сито, и способствующей, таким образом, прорастанию семян других растений. Мхи способны переживать неблагоприятные условия в состоянии анабиоза и восстанавливать свои жизненные функции через месяцы и даже годы. Эту их способность можно и нужно использовать, в частности, для реинтродукции в местообитания, из которых они исчезли по тем или иным причинам.

УДИВИТЕЛЬНЫЕ БОЛОТА

Вопреки распространенному мнению болота не являются мрачными и унылыми местами. При близком знакомстве с ними обнаруживаешь поразительное разнообразие красок и запахов. Взять хотя бы сфагновые мхи. Какой только окраски не наблюдается среди видов этого рода — винно-красная, зеленая, кофейно-коричневая, бриллиантово-оранжевая, рыжая и даже фиолетовая и черная! А посреди пестрого сфагнового ковра то тут, то там попадаются розовые пятна вереска, белые – андромеды и пушицы, красные – брусники, сизые – голубики.

Растения, из которых состоит торф

Эти просто устроенные растения не имеют ни корней, ни каких-либо структур, контролирующих водообмен. Сфагны впитывают воду вместе с растворенными в ней веществами аналогично губке – всей поверхностью листьев, облегающих многочисленные веточки, растущие из единственного стебля. Если посмотреть на лист этого растения под микроскопом, можно увидеть, что значительную его часть занимают объемные толстостенные мертвые водоносные клетки. Между ними как бы зажаты тонкие и длинные живые хлорофиллоносные клетки, в которых, как видно из названия, содержатся фотосинтезирующие органеллы. Ясно, что для того, чтобы такие растения могли существовать, в водоносных клетках постоянно должен поддерживаться некоторый запас влаги, наличие или отсутствие которого зависит только от внешних условий.

Запас воды в живом растении более чем в 8 раз превышает его сухой вес, что делает их слишком тяжелыми для тоненького гибкого стебля, в котором отсутствует механическая ткань. Поэтому растения сфагнов всегда растут близко друг к другу, образуя дерновинки, или ковры. В таких коврах соседние растения переплетаются отстоящими веточками, поддерживая друг друга в вертикальном положении. Такое сцепление способствует горизонтальному движению водных растворов в дерновинке

Отдельное растение сфагнового мха. Отстоящие веточки создают пространственную структуру, впитывая влагу преимущественно из воздуха, в то время как свисающие вдоль стебля веточки служат для подтягивания воды снизу

В благоприятных условиях растения сфагновых мхов никогда не умирают в обычном смысле этого слова. Своей точкой роста они постоянно нарастают вверх, а нижняя часть их постепенно разлагается, да и то не полностью, превращаясь в торф. Таким образом, живая часть сфагнов постоянно наращивается сверху и отмирает снизу.

Как устроено болото?

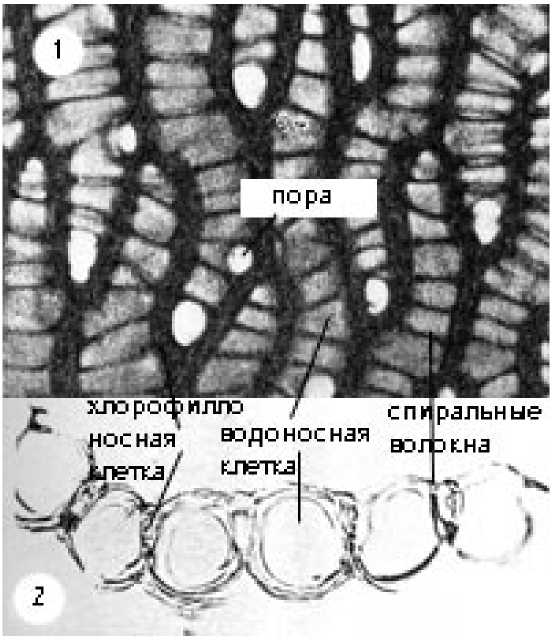
Торфяник состоит из двух слоев. Верхний, очень неглубокий, известен под названием очес и состоит из живых растений сфагнума. Мощность его не более 30 см. Выпадающие осадки быстро проходят сквозь этот слой. Вся остальная масса торфяника, залегающая под очесом, называется торфом. Торф состоит из спрессованных остатков сфагнов и других болотных растений. Он обычно имеет цвет от светло-коричневого до черного, в зависимости от степени разложения: чем она выше, тем темнее торф. Вода сквозь торф движется крайне медленно, обычно не более 1 м в день. А пока очередная порция осадков просочится сквозь торф в грунтовые воды, могут пройти недели и даже месяцы.

Процесс накопления торфа очень медленный и постепенный. В среднем его скорость составляет примерно 1 мм в год. Поэтому в многометровой толще торфа можно увидеть остатки растений, произраставших в данном месте много сотен и тысяч лет назад, и восстановить, таким образом, облик прежних ландшафтов.

По степени защищенности от флуктуаций и воздействий внешней среды торф сходен с нижним пологом тропического леса или океанским дном – его надежно защищает от этих влияний поверхность торфяника.

В нормальных условиях уровень воды, содержащейся в торфе, никогда не опускается ниже его минерального ложа. Даже дренаж в большинстве случаев способен привести к осушению только верхней части торфяника, в то время как его нижняя часть всегда остается насыщенной водой.

В связи с тем, что на поверхности торфяника всегда чередуются кочки и мочажины, гря-



Под микроскопом в листе обнаруживаются крупные пустые водоносные клетки, служащие для запасания влаги. Между ними – узкие хлорофиллоносные клетки, составляющие «живой компонент» растения. Спиральные волокна в водоносных клетках предохраняют клеточные стенки от разрыва при понижении тургора. Поры играют роль «горлышка фляги»;
1 — вид листа в плане, 2 — поперечный срез

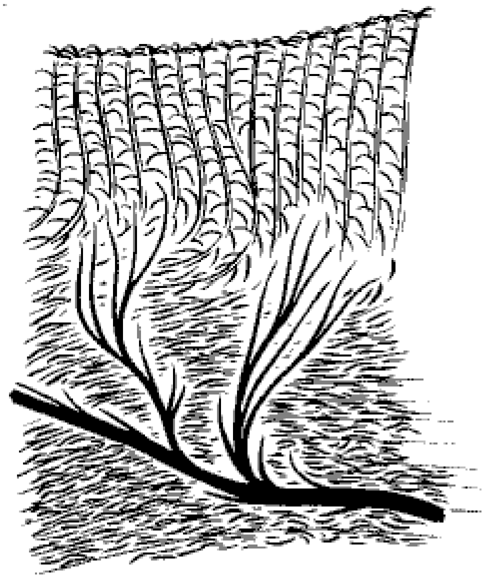
Клетки сфагнового мха под электронным микроскопом

ды и озерки, вода здесь является лимитирующим фактором, определяющим распределение видов по элементам микрорельефа.

Что такое заболачивание

Не следует путать заболачивание, вызванное внешними причинами, и подъем воды в местообитании в результате накопления торфа. В первом случае происходит линейный подъем уровня грунтовой воды, связанный с тем, что в почву по той или иной причине поступает все больший ее объем. Поднимаясь из почвенной толщи к поверхности, уровень воды меняет гидрологический режим местообитания, вызывая последовательную смену лесных видов на болотные. Это не что иное, как пассивное следование растительности за изменяющейся увлажненностью местообитания.

Механизм же заболачивания в результате образования торфа сфагнами несколько иной. Рассмотрим этот процесс в «чистом» виде, исключив



Верхняя часть торфа и очес в профиль. На границе этих слоев часто можно обнаружить корневища болотных растений, например пушицы

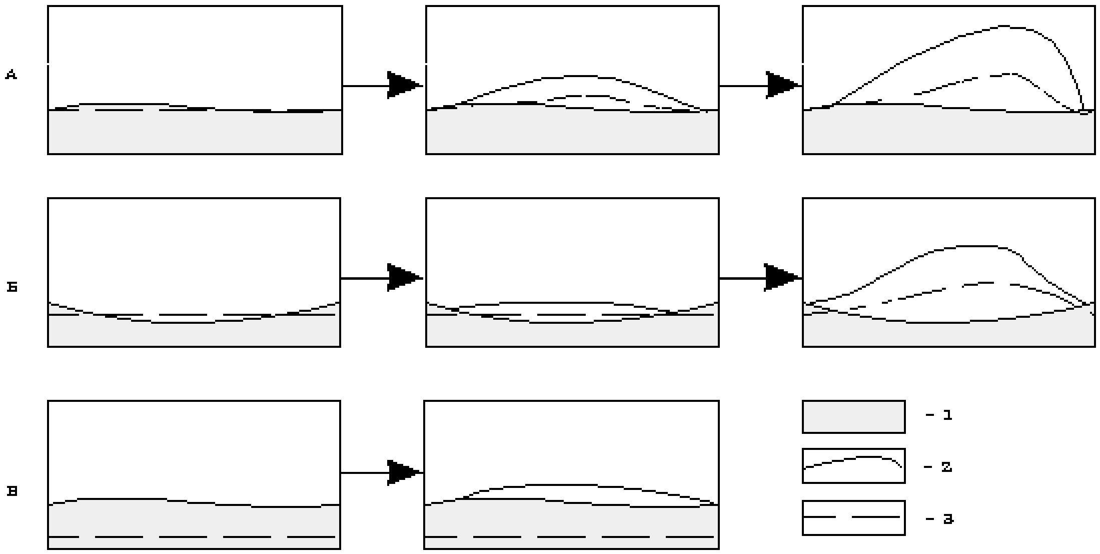


Схема 1. Динамика уровня грунтовых вод по мере нарастания торфа в различных условиях увлажнения исходного субстрата:
1 — минеральный горизонт; 2 — поверхность торфяника; 3 — уровень грунтовых вод; А — суходольное заболачивание, грунтовые воды у поверхности; Б — заболачивание водоемов; В — суходольное заболачивание, грунтовые воды в толще минерального горизонта

внешние воздействия (колебания уровня грунтовых вод). Представим себе недостаточно дренированное местообитание с установившимся стабильным уровнем грунтовых вод. Допустим, что оно оказалось благоприятным для поселения сфагнов. Последние в силу специфики своего метаболизма образуют слой торфа определенной мощности. Торф включает остатки стеблей и листьев сфагнов, состоящих более чем наполовину из пустых водоносных клеток, которые способны не только впитывать в себя воду, но и удерживать ее длительное время. Тогда, если вода в почве контактирует с торфом, она будет подниматься, как по губке, вверх. Однако, в отличие от заболачивания, связанного с подъемом воды под влиянием внешних причин, объем воды в почве не увеличивается, происходит лишь распределение ее по вертикали и горизонтали. Таким образом, происходит трансформация гравитационной влаги в капиллярную. Хотя дренажа (удаления воды из почвы) при этом не происходит, однако в силу того, что торф и очес представляют собой капиллярные системы с капиллярами разного диаметра, вода останавливается на границе между ними и поверхность местообитания становится более сухой и аэрированной. Это вызывает смену видов, способных расти прямо в воде (гидрофильных), на менее влаголюбивые — гигрофильные, — которые подтягивают воду снизу по системе капилляров. То же самое происходит и при заторфовывании озер и других крупных водоемов (схема 1, Б). Дальнейшее наращивание торфа приводит к еще большему иссушению верхних горизонтов и поселению видов, способных выдерживать продолжительную засуху в середине лета.

Дальнейшая судьба местообитания различна в зависимости от мощности слоя накопленного торфа. Если мощность небольшая, то в психрофильных условиях поселяются древесные породы (сосна, ель, береза). Их корни достигают минерального субстрата и дренируют почву. Если же слой торфа измеряется метрами, то деревья, если и поселяются здесь, не способны дотянуться корнями до минерального ложа. Их корневая система охватывает лишь верхние — аэрированные — горизонты торфа. Так как в слаборазложившемся торфе питательных веществ, необходимых деревьям для жизнедеятельности, недостаточно, древесный ярус не получает сколько-нибудь значительного развития. Причина этого, конечно,

не только в увлажнении, но и в высокой кислотности и анаэробности насыщенных водой нижних горизонтов торфа, а также низких температур. Таким образом, древостой на болотах с мощным слоем торфа находит благоприятные условия только в верхних торфяных горизонтах. Часто это довольно небольшой по мощности слой — 5—10 см. В результате деревья не могут оказать сколько-нибудь существенного дренирующего действия на местообитание, и эдификаторная функция в регулировании водного режима (как и других параметров местообитания) остается за сфагновыми мхами. Другими словами, деревья на болоте вынуждены существовать в условиях, которые скорее подходят для травяно-кустарничковой растительности, и теряют свои эдификаторные свойства, а их внешний облик с ухудшением условий все больше напоминает кустарнички. В результате болото как местообитание стабилизируется. Его устойчивость поддерживается благодаря циклической смене видов сфагновых мхов, по-разному требовательных к влаге. Оно может быть выведено из этого состояния только путем дренажа. Если размеры болота небольшие, дренаж можно осуществить методами мелиорации. Осушение крупных торфяников возможно только в результате понижения уровня грунтовых вод, поддерживаемого реками, в бассейне которых расположено болото.

Таким образом, заболачивание, вызванное подъемом грунтовых вод каким-то внешним фактором, характеризуется накоплением торфа в результате смены гигрофильных видов на гидрофильные. Строго говоря, его бы следовало назвать не заболачиванием, а подтоплением. Заболачивание же, не связанное с экзогенным поднятием воды, представляет собой смену гидрофильных видов на гигрофильные благодаря подъему поверхности местообитания над уровнем воды в результате отложения торфа (схема 1, А, Б). Оно происходит, если уровень воды изначально находился близко к поверхности, так что капиллярная система сфагнового ковра могла вступить с ним в контакт. Если же в первоначально сильно увлажненном местообитании уровень воды находился в почвенной толще, сфагны не могут наращивать большой слой торфа, так как поверхность местообитания слишком суха (схема 1, В). Обычно это происходит в лесах или, по крайней мере, в местообитаниях с древесным ярусом (это может быть и молодняк), возле родников, болотин или просто на суходоле.

Виды заболачивания и типы болот

Образование болот происходит в самых разных местообитаниях. В зависимости от исходных условий выделяют несколько видов заболачивания.

Низинное болото

Переходное болото

Верховое болото

1. Суходольное заболачивание

В гумидной зоне, где осадки преобладают над испарением, почва постепенно промывается, выщелачивается, становясь неплодородной и перенасыщенной водой. Для многих видов сфагновых мхов она является идеальным субстратом для произрастания, так как они не требовательны к почвенному питанию и исключительно влаголюбивы. Постепенно сфагновый ковер затягивает минеральный грунт, что приводит к кардинальным изменениям ландшафта и условий среды.

Тэнсли (Tansley, 1939) так пишет об этом способе заболачивания: «...там, где выпадает много осадков, а воздух постоянно настолько влажен, что болота являются климатически обусловленными, они не обязательно формируются в заболачиваемых впадинах, но покрывают местность целиком за исключением крутых склонов и выходов коренных пород... Такие болота можно назвать покровными, поскольку они покрывают всю поверхность земли подобно покрову или одеялу... Существование такого болота не зависит от местных источников воды, оно вызвано обильными осадками и очень высокими средними значениями атмосферной влажности».

2. Озерное заболачивание

Когда 8–10 тыс. лет назад отступил ледник, повсюду после себя он оставил пологоволнистую равнину, выстланную глинистой водоупорной мореной. В пониженных местах такого ландшафта поначалу образовались озера различного размера. Многие из таких озер, особенно мелкие, стали зарастать тростником, сабельником, осоками (схема 2, а). Постепенно эти растения формировали береговую сплавину – плавающий мат из переплетенных корневищ растений, на поверхности которого скапливался торф (схема 2, б). На этой стадии болото имеет блюдцеобразную поверхность (его края возвышаются над серединой) и поэтому называется низинным. Со временем такая сплавина полностью затягивала водоем (схема 2, в). Теперь корни растений уже не могли контактировать с минеральным грунтом и получать от него питание. Поэтому на смену тростнику и осоке – растениям, требовательным к минеральному питанию, пришли менее требовательные – сфагновые мхи. Их поселение обычно начинается с центральной, наиболее бедной, части сплавины (схема 2, г). Теперь на смену низинному пришло переходное болото. Постоянное отложение и нарастание торфа постепенно привело к образованию сфагнового торфяника, центр которого имеет значительное превышение над окрайками. Это и есть верховое болото. Оно накапливает в себе, как губка, все атмосферные осадки и подтягивает кверху воду бывшего, а ныне погребенного, водоема (схема 2, д). Так как сфагновые мхи создают крайне неблагоприятные условия для жизни других организмов, в том числе и редуцентов, разложение отмерших остатков на таком болоте крайне замедленно. Это способствует постоянному отложению торфа и росту торфяника вверх. Когда он принимает холмообразную форму, торф с вершины, под действием силы тяжести, начинает скатываться валиками. Между валиками обра-

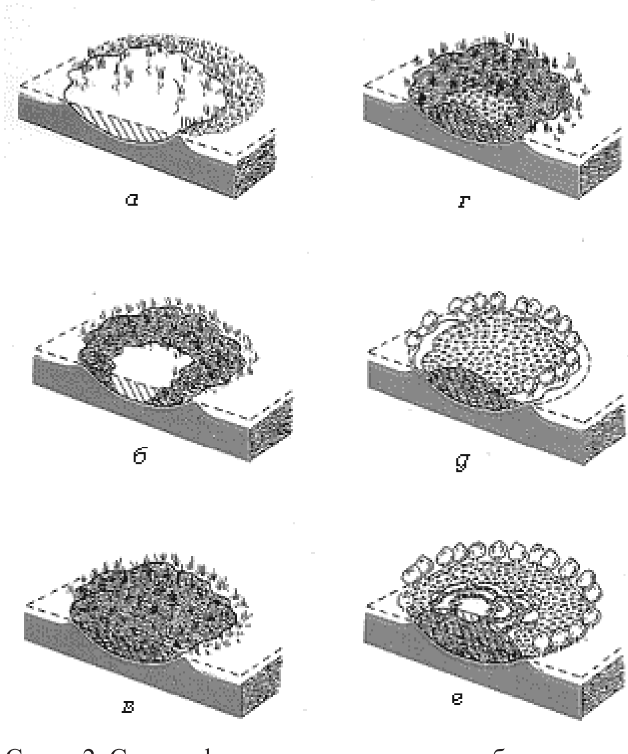


Схема 2. Стадии формирования верхового болота

зуются глубокие мочажины или озерца, сами валики формируют более или менее приподнятые гряды (схема 2, е).

Впрочем, рассмотренный процесс свойствен не только послеледниковым озерам. Он может возникать и возникает и в наше время. Особенно ему подвержены многочисленные озерца лесостепной зоны, где буквально на глазах у ученых (за последние несколько десятилетий) происходит процесс болотообразования.

Итак, при озерном заболачивании происходит превращение низинного болота в верховое, а при суходольном – переходного в верховое.

3. Ключевое заболачивание

Этот тип заболачивания так же, как и озерный, характеризуется эволюцией низинного болота в верховое. Правда, в отличие от предыдущего, низинная стадия представлена не сплавиной, а осоково-гипновым болотом по выходам ключей, лесным ручьям и небольшим речкам.

Немного о растениях болот

Конечно же, самыми «главными» растениями болот являются сфагновые мхи. Об основных их особенностях было сказано выше. Здесь можно только добавить немножко об экологических свойствах этих растений.

Постоянно обмениваясь с почвенным раствором кислотами, сфагны сильно подкисляют субстрат. В таких условиях могут жить очень немногие растения. Растениям, поселяющимся на сфагновом ковре, необходимо обладать приспособлениями к произрастанию в кислой и бедной среде, насыщенной водой, и постоянно бороться против погребения живых частей под нарастающим слоем торфа.

Пожалуй, наиболее ярким и известным приспособлением является плотоядность у растений. Несколько видов приспособились пополнять так свой скудный болотный паек, получаемый автотрофным способом. Делают они это, улавливая и переваривая насекомых. Эти растения называются росянками (Drosera). Листья, с помощью которых они производят «отлов», невелики – примерно с ноготь, поэтому рацион этих растений состоит преимущественно из мелких насекомых. Однако изредка попадаются рядом с росянками и остатки небольших стрекоз.

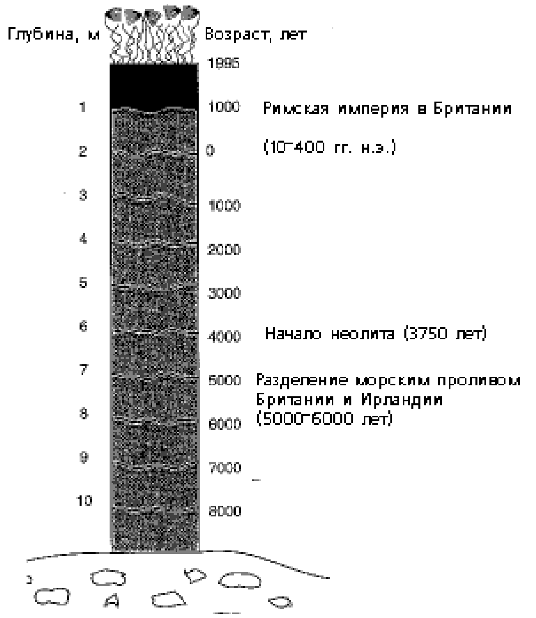
Приятно пахнущее болотное растение восковница обыкновенная (Myrica gale) вступает в симбиоз с бактериями, которые скапливаются на ее корнях, подкармливая хозяйку дополнительным азотом.

Самое обычное растение болот пушица многоколосковая (Eriophorum angustifolium), стараясь выжить в обедненной кислородом среде верхнего слоя торфа и очеса, где залегают ее корневища, образовала в корнях и основаниях листьев большие воздухоносные клетки.

Наконец, все представители семейства вересковых (Ericaceae), к которым относятся такие виды, как клюква (Oxyccocus palustris), вереск (Calluna vulgaris), багульник (Ledum palustre), брусника (Vaccinium vitis-vitis), подбел (Andromeda polifolia), голубика (Vaccinium myrtillus) и др., имеют ксероморфные черты строения, позволяющие им существовать в условиях «физиологической сухости», и развитые корневища, с помощью которых они могут выносить свои живые части на поверхность сфагнового ковра.

Кладовая, но не только солнца...

Болота являются для нас поистине еще неоткрытой сокровищницей, откуда мы можем черпать сведения не только о прошлых ландшафтах, но и узнавать нашу историю. Эту историческую книгу можно читать бесконечно, страница за страницей, делая все новые открытия.



Схематический профиль приатлантического верхового болота

То, что сохранилось в торфе, доходит до наших дней в первозданном виде. Но торфяники свидетельствуют не только об изменениях болотной растительности. С окружавших болото лесов ветер заносил споры произраставших там растений, и они также прекрасно сохранились в торфе. С помощью спорово-пыльцевого анализа можно восстановить картину всей растительности. Прекрасно сохранившиеся виды-индикаторы помогают воссоздать картину изменения климата за последние 10 тыс. лет.

Помимо остатков растений болота часто хранят и погребенные в их толще орудия труда и войны прошлого и даже останки хозяев этих орудий. Особенно много рассказывают об этом болота Европы, где человек поселился с незапамятных времен. Так, болота Шотландии хранят в себе остатки культуры первобытных людей, а в Британии был даже найден рыцарь в полных доспехах.

ИЛЛЮСТРИРОВАННЫЙ КОНСПЕКТ ДЛЯ УЧИТЕЛЯ ПО ТЕМЕ «МХИ»

На тему «Мхи» в школьной программе отведено 2 часа. Объем информации на заданную тему в данной статье значительно превышает тот минимум, который учитель может выдать ученикам за 2 академических часа. Тем не менее, автор все-таки предлагает ее вам, дорогие учителя. С одной стороны, это, конечно, программа университетского курса, причем составленная мировыми светилами бриологии. Но, с другой стороны, автор думает, что хороший учитель – это такой учитель, который знает больше, чем говорит. Потому что в школьную программу не уместить всего. Козьма Прутков по этому поводу в свое время заметил: «Еще раз скажу – нельзя объять необъятное». Следуя этому дельному совету, автор все-таки о многом умолчал, изложив курс бриологии в конспективной форме и снабдив его многочисленными иллюстрациями, дабы облегчить восприятие...

СИСТЕМАТИКА

Отдел Моховидные (Bryophyta).
I. Класс Листостебельные мхи, или Мхи, или Бриопсиды (Bryopsida, или Musci).
Подклассы: 1. Sphagnidae. 2. Bryopsidae. 3. Andreidae.
II. Класс Печеночники, или Печеночные мхи (Marchantiopsida, или Hepaticopsida).
Подклассы: 1. Jungermanniidae. 2. Marchantiidae.
III. Класс Антоцеротовые, или Антоцеротопсиды (Anthocerotopsida).

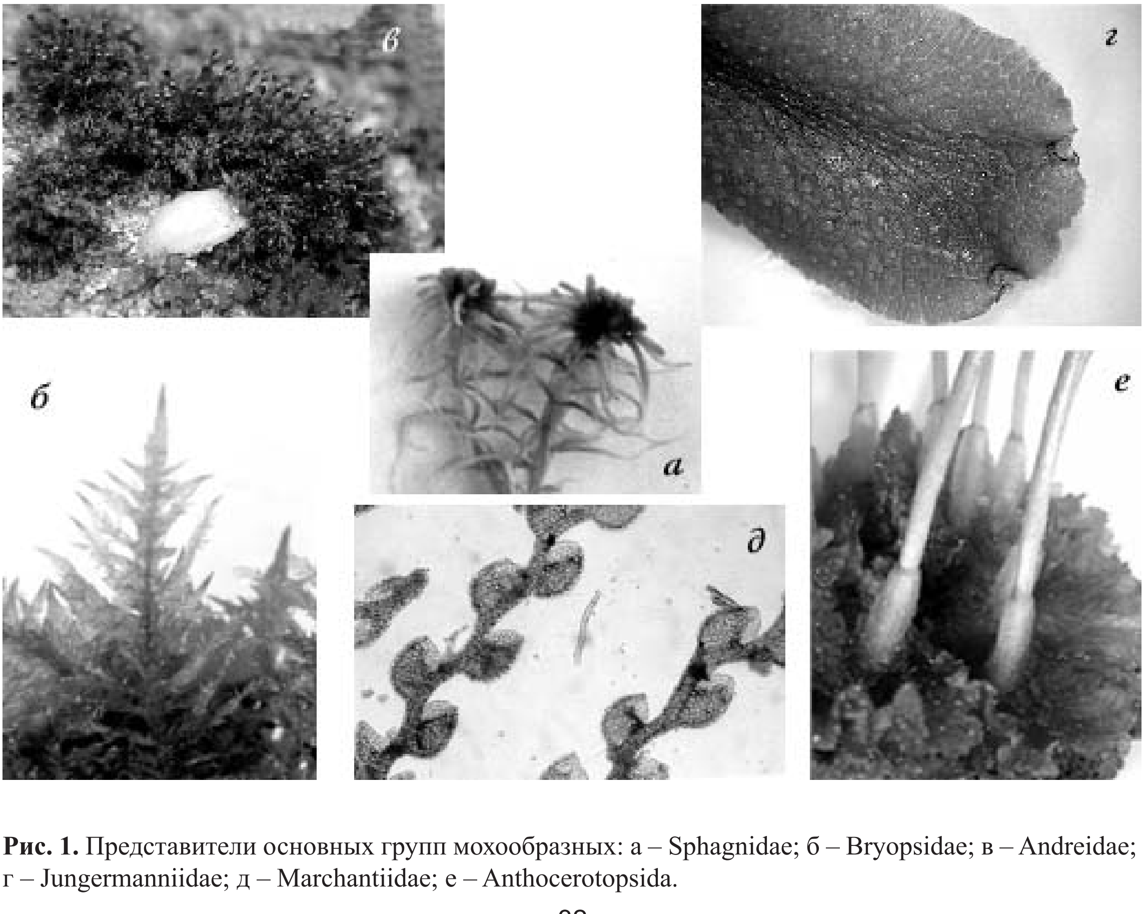


Рис. 1. Представители основных групп мохообразных: а – Sphagnidae; б – Bryopsidae; в – Andreidae; г – Jungermanniidae; д – Marchantiidae; е – Anthocerotopsida.

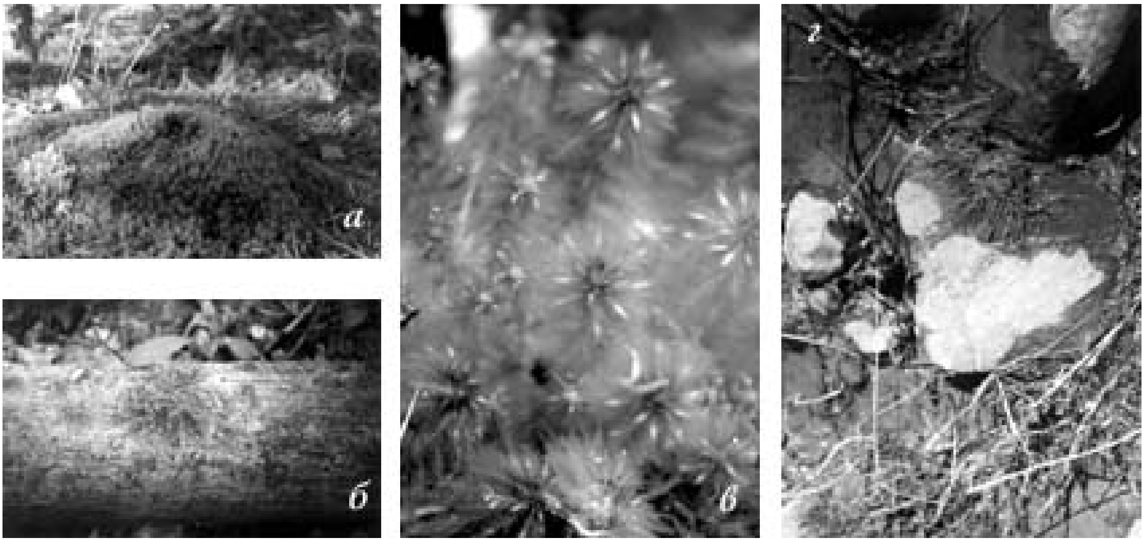


Рис. 2. Формы роста мхов: а – наземные, б – эпифитные, в – водные, г – полуводные

Мхи – очень маленькие растения и обычно растут там, где влажно. В сырых лесах и безлесных местообитаниях они образуют сплошные ковры. Но есть и виды, способные расти в крайне сухих местообитаниях.

Так же, как и другие растения, мхи :

– являются многоклеточными организмами, способными размножаться половым путем;
– имеют специализированный орган, внутри которого развивается зигота;
– имеют споры и спороносные органы, покрытые кутикулой.

В отличие от других растений, мхи:

– не имеют лигнина в клеточных стенках;
– сильно зависят от влажности воздуха (временно прекращают жизнедеятельность в засушливый период);
– не имеют настоящих корней.

Характеристика основных групп бриофитов

КЛАСС БРИОПСИДЫ (BRYOPSIDA)
ПОДКЛАСС СФАГНОВЫЕ МХИ (SPHAGNIIDAE)

Размеры стеблей мхов измеряются в сантиметрах, их листьев – в миллиметрах, а клеток – в микрометрах.

Морфология

Стебель у сфагнов прямостоячий, но отдельные растения не способны расти прямо из-за отсутствия механической ткани. Поэтому сфагнум всегда растет дернинками (рис. 3), в которых отдельные растения опираются друг на друга веточками, растущими из стебля горизонтально, подобно тому, как могут опираться, обнявшись, друг другу на плечи люди. На верхушке стебля находится более или менее компактная головка, состоящая из скученных вокруг точки роста коротких молодых веточек (рис. 4). По мере роста стебля вверх веточки вырастают в длину и рассредоточиваются по стеблю отдельными пучками, состоящими из горизонтально отстоящих и свисающих вдоль стебля веточек (рис. 5). Отстоящими веточками соседние растения в дернинке сцепляются между собой. По пористым клеткам листьев этих веточек осуществляется горизонтальный транспорт веществ в сфагновой дернинке. По клеткам листьев свисающих ветвей осуществляется транспорт веществ по вертикали (из почвенного раствора). Листостебельное растение сфагна не имеет ризоидов.

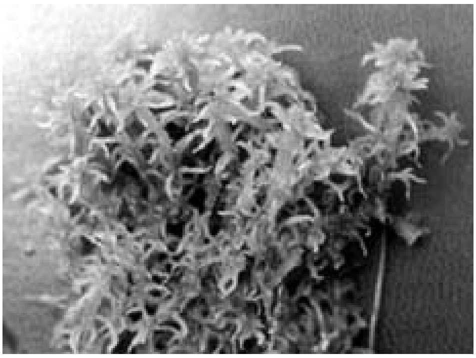


Рис. 3. Растения сфагнов, объединенные в дернинку

Рис. 4. Головки сфагновых мхов

Анатомия

Гаметофор сфагнов состоит из двух типов клеток – живых, хлорофиллоносных, и мертвых, лишенных содержимого крупных водоносных, или гиалиновых, клеток (рис. 6). Стенки последних укреплены спиральными волокнами, предохраняющими их от разрыва при потере тургора. У многих видов в стенках гиалиновых клеток имеются поры, облегчающие всасывание воды (рис. 6, 3). Так как листья, произрастающие на веточке, налегают друг на друга, как черепица на крыше дома (их так и называют – черепитчато-налегающими), поры клеток соседних листьев накладываются друг на друга, так что в олиственной веточке образуется капиллярная система. Она продолжается между веточками и соседними растениями. Толщина листьев сфагновых мхов – всего лишь в один слой клеток (рис. 7).

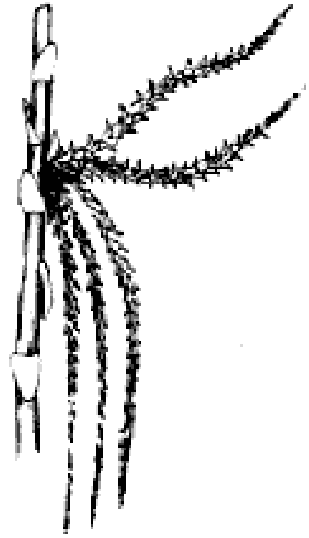


Рис. 5. Пучок веточек у сфагна

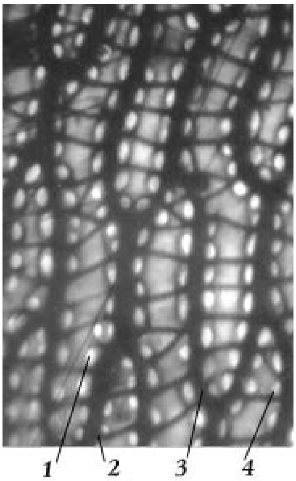


Рис. 6. Клетки сфагна: 1 – водоносная клетка; 2 – хлорофиллоносная клетка; 3 – пора; 4 – спиральные волокна

Рис. 7. Поперечный срез листа сфагна

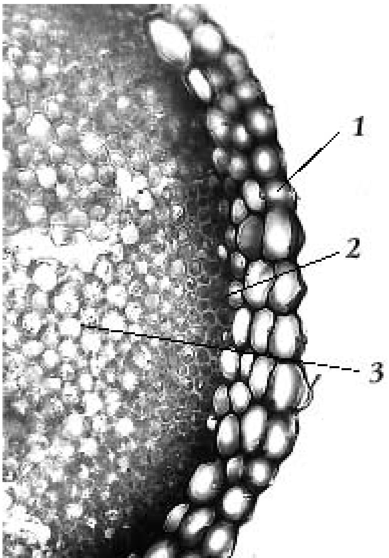


Рис. 8. Поперечный срез стебля сфагна: 1 – гиалодермис; 2 – склеродермис; 3 – сердцевина

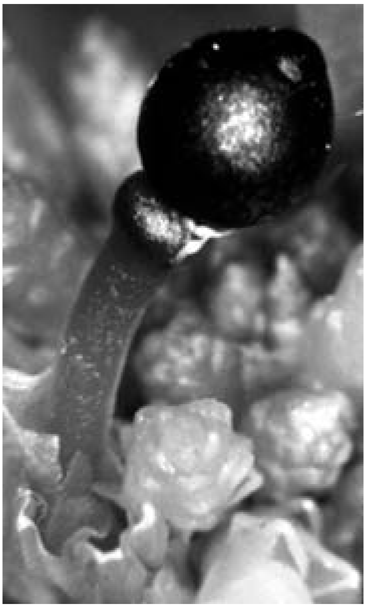


Рис. 9. Спорогон сфагна

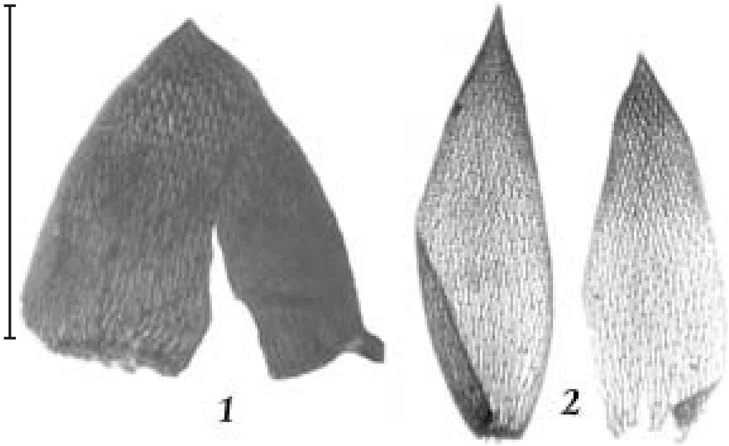


Рис. 10. Стеблевой (1) и веточные (2) листья сфагна. Линейка – 1 мм

Более сложное строение обнаруживает стебель (рис. 8). В нем клетки, хотя и дифференцированны, но не образуют специализированных тканей, как у сосудистых растений. Внутренняя часть стебля заполнена тонкостенными клетками, осуществляющими как транспорт веществ к точке роста, так и запасающую функцию. Совокупность этих клеток называется сердцевиной стебля. Сердцевина окружена узкими толстостенными клетками склеродермиса, выполняющего функцию коры и частично – механическую функцию. Кнаружи от склеродермиса имеется слой мертвых тонкостенных гиалиновых клеток, образующих гиалодермис. В гиалодермисе накапливаются и сохраняются запасы влаги, осуществляется траспорт воды к точке роста.

Спорогон сфагнов, как и у других мхов, состоит из ножки и коробочки (рис. 9), но в отличие от класса Bryopsida, ножка спорогона очень короткая (ее функцию выполняет ложноножка, образующаяся из гаплоидных клеток брюшка архегония), а коробочка не имеет перистома.

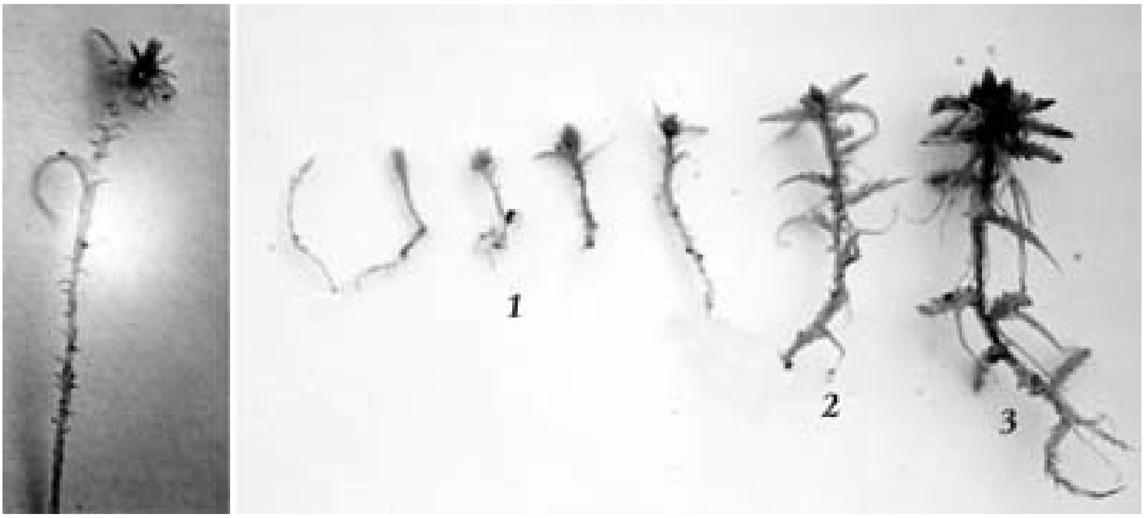


Рис. 11. Онтогенез гаметофита у сфагнов: 1 – изофильные растения; 2 – гемиизофильное растение; 3 – анизофильное растение

Листостебельное растение (гаметофор) состоит из стебля с веточками или без них. Как на стебле, так и на веточках у бриофитов имеются листья, которые называются соответственно стеблевыми и веточными (рис. 10). Листья образуются в результате деления в точке роста на верхушке стебля. Вслед за листьями вырастают вначале коротенькие веточки, которые, удлиняясь, как бы «прихватывают» с собой в качестве «багажа» ранее образовавшиеся листья. По мере роста апикальной меристемы вверх, обособляется стебель с веточками. Листья, которые попадают на стебель, приобретают другую анатомию, в отличие от веточных, строение которых не изменяется. У молодых растений и растений, развивающихся в неблагоприятных условиях, часто стеблевые листья не отличаются от веточных. Такие растения называют равнолистными, или изофильными. В неблагоприятных условиях стеблевые листья могут развиваться лишь наполовину. В этом случае растения называют полуравнолистными, или гемиизофильными. Нормально развитые растения называют неравнолистными, или анизофильными (рис. 11).

Экологические особенности и распространение

Мхи способны заселять наиболее бедные и влажные местообитания. В умеренной зоне и в Арктике они образуют обширные торфяные болота. Торф – это неразложившиеся спрессованные остатки сфагновых мхов, которые сохраняются практически в неизменном виде столетиями и тысячелетиями. Многие болота таежной зоны имеют возраст от 8 000 до 10 000 лет. Вместе со сфагнами гнению не подвергаются и остатки других болотных растений. Происходит это потому, что торфяные мхи выделяют в окружающую среду целый букет органических кислот (яблочную, лимонную, уксусную, муравьиную и др.). В такой кислой среде из организмов, питающихся растительным опадом, способны существовать только некоторые виды грибов. Но и их деятельность подавляется очень сильным фунгицидом – сфагнолом (гликозидом с фенольной основой, химическая формула которого до сих пор точно не известна), который тоже выделяют в почвенный раствор сфагновые мхи. Он же оказывает и гербицидное действие на всходы древесных растений. Поэтому на старых торфяных болотах часто нет леса.

Но сфагны способны расти не только в местообитаниях с бедным минеральным питанием. Часто их можно встретить и в поймах лесных речек, и на озерах, и у родников (выходах

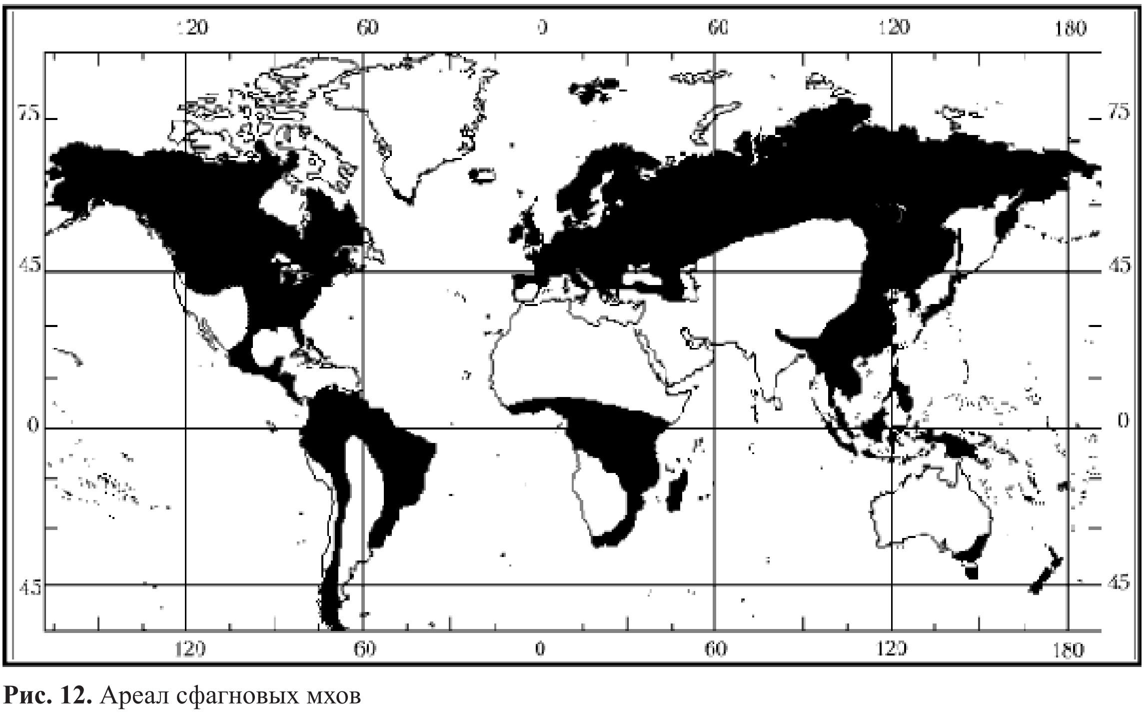


Рис. 12. Ареал сфагновых мхов

ключевых вод). В таких местообитаниях они, правда, не образуют сплошных ковров, а также торфа, так как биохимический состав растений тех видов мхов, которые здесь произрастают, не столь химически агрессивен.

В подобных местообитаниях сфагны произрастают преимущественно в тропической и субтропической зонах, за исключением торфяных болот Бразилии и Новой Зеландии. Собственно, субтропики являются родиной сфагновых мхов, что видно как по наличию в этой зоне примитивных форм, так и по разнообразию видов. Так, во всем мире насчитывается около 300 видов рода Sphagnum, из которых в умеренной зоне Евразии и Америки произрастает только около 50 (рис. 12). Несмотря на более упрощенное строение, по сравнению с представителями класса Bryopsida, сфагны эволюционно более молодые.

ПОДКЛАСС НАСТОЯЩИЕ МХИ (BRYOPSIDAE)

Морфология

В нижней части стебля у бриевых мхов имеются нити из лишенных хлорофилла клеток – ризоиды, которые выполняют функцию закрепления на субстрате и проведения воды к стеблю (рис. 13). Ризоиды образуются на ранней стадии прорастания споры, параллельно с протонемой. Протонема может быть нитчатой (похожей на водоросли) и пластинчатой (рис. 14). Протонема с почками возобновления листостебельных растений (поздняя стадия развития протонемы) называется каулонемой (рис. 15).

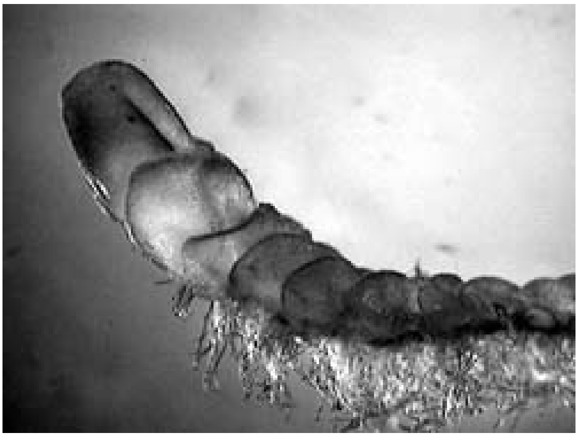


Рис. 13. Гаметофит мха с ризоидами

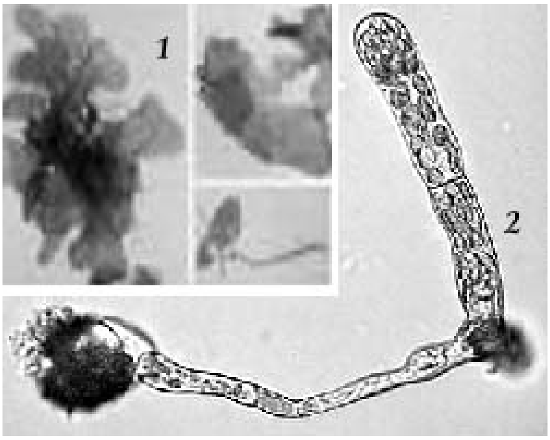


Рис. 14. Пластинчатая (1) и нитчатая (2) протонемы мхов

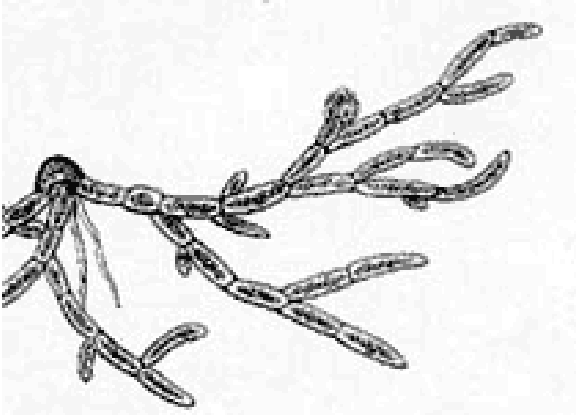


Рис. 15. Каулонема (протонема с почками)

Анатомия

Стебель имеет относительно сложное строение (рис. 16, 17). Внешний слой образует эпидермис, из клеток которого могут вырастать многоклеточные нити – ризоиды. Следующий за эпидермисом слой называется склеродермис. Он состоит из узких и длинных толстостенных клеток, выполняющих проводящую и механическую функции. Самый внутренний слой клеток называется центральным пучком, он состоит из сосудов, очень напоминающих сосуды других высших растений. Различают два типа клеток сосудов – лептоиды (похожие на клетки флоэмы) и гидроиды (подобные клеткам ксилемы). Совокупность лептоидов в стебле называют лептом, а гидроидов – гидром (рис. 18). Помимо лептоидов и гидроидов в центральном пучке имеются стереиды, сходные с волокнами склеренхимы сосудистых растений. В месте прикрепления стеблевого листа к стеблю от центрального цилиндра ответвляется пучок лептоидов и гидроидов, образующих листовую вставку (аналогичную листовому следу у сосудистых). Анатомия стебля сильно варьирует у разных представителей бриофитов, у конкретных видов в состав стебля могут входить не все перечисленные компоненты или они могут по-разному комбинироваться.

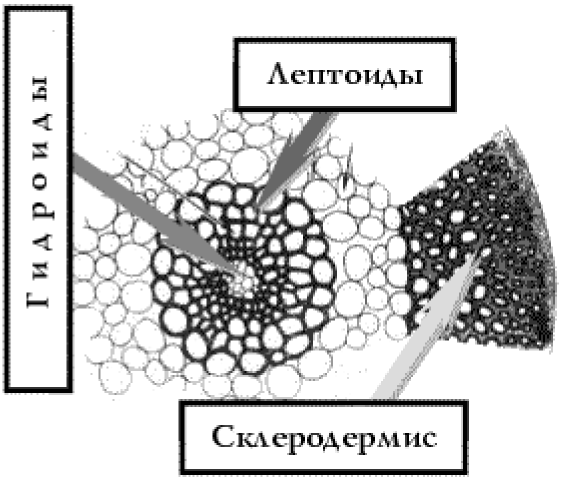


Рис. 16. Схематическое строение стебля Bryidae

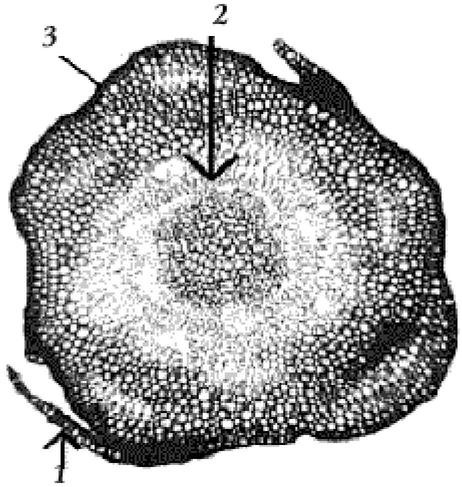


Рис. 17. Поперечный срез стебля кукушкина льна: 1 – лист; 2 – центральный пучок; 3 – эпидермис

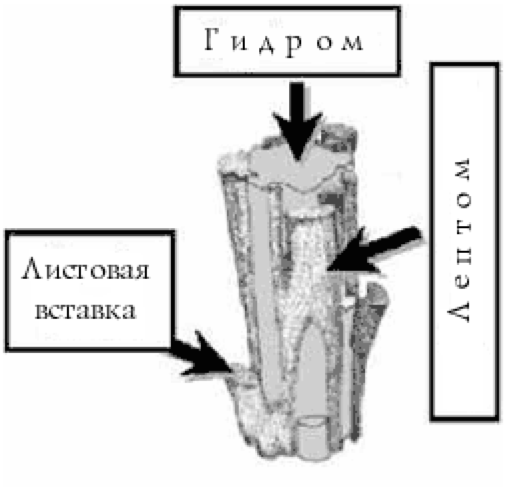


Рис. 18. Трехмерная диаграмма строения стебля мха

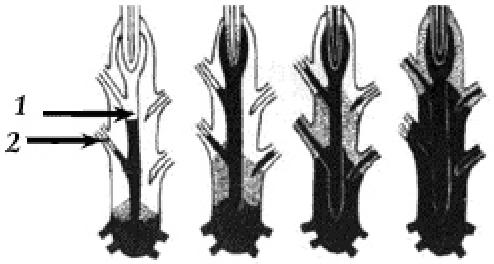


Рис. 19. Транспорт воды гидроидами: 1 – центральный пучок; 2 – листовая вставка

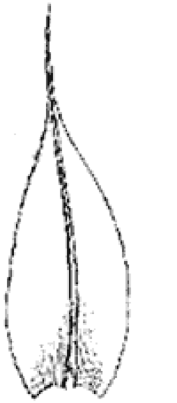


Рис. 20. Лист Bryopsidae с центральной жилкой

Если сравнивать строение ножки спорофита со стеблем, можно обнаружить, что в состав и того и другого входят гидроиды. Анатомия гидроидов очень сходна с анатомией трахеид сосудистых: их клетки имеют толстые стенки и удлиненные острые окончания. Однако у гидроидов, в отличие от трахеид, отсутствуют спиральные целлюлозные волокна, а их стенки лишены лигнина. Гидроиды осуществляют проводящую функцию (рис. 19)

Строение лептоидов сходно со строением ситовидных трубок сосудистых.

Лист большинства видов бриофитов имеют «жилку» (рис. 20), строение которой сходно со строением стебля (рис. 17).

Жизненный цикл

Из гаплоидной споры вырастает первичный росток – протонема (рис. 14), которая развивается в протонему с почками – каулонему (рис. 15). Со временем из почки вырастает тоже гаплоидное листостебельное растение – гаметофор. Вначале оно молодое, недоразвитое, но вскоре набирает силы и приобретает привычный облик. Совокупность гаметофора, протонемы и каулонемы называется гаметофитом, или гаплоидным поколением мха. У гаметофора мхов есть одна примечательная особенность. Выражаясь образным языком, он имеет вечно живущую часть – точку роста (рис. 21), срок жизни которой не ограничен (даже зимой), и временно живущую часть, или «медленно разлагающийся труп», – все остальное листостебельное растение, срок жизни которого определен сезоном вегетации. На гаметофоре со временем

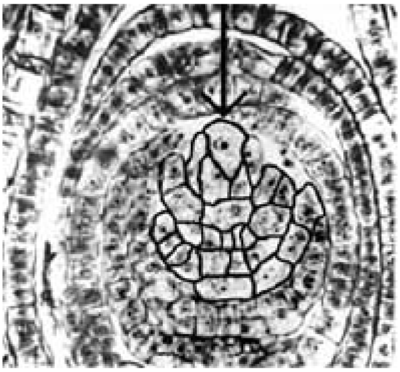


Рис. 21. Апикальная точка роста мха (показана стрелкой)

Рис. 22. Антеридиальная веточка мха: 1 – антеридии; 2 – антеридиальные листья

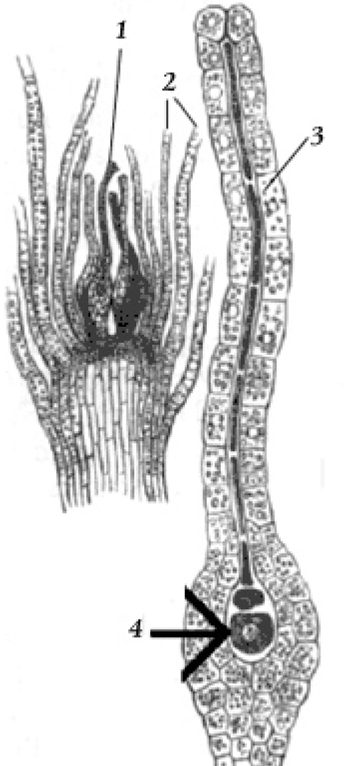


Рис. 23. Архегоний и перихеций:
1 – архегоний; 2 – перихециальные листья; 3 – шейка архегония; 4 – яйцеклетка

образуются гаметангии – антеридии (мужские половые органы) (рис. 22, 1) и архегонии (рис. 23, 2) (женские половые органы). Антеридии – это «мешочки на ножках» со стенкой из одного слоя клеток. Внутри антеридиев созревают антерозоиды – мужские половые клетки, способные к самостоятельному передвижению в водной среде. Антеридии вырастают в пазухах веточных листьев, которые отличаются по своему строению от стерильных, имеют красноватую окраску и называются антеридиальными (рис. 22, 2). Совокупность антеридиев и покрывающих их листьев на веточке называют перигонием. Архегонии вырастают на стебле, как боковые веточки. Сверху они прикрыты перихециальными листьями (рис. 23, 1). Совокупность архегония и покрывающих его листьев называют перихецием. Архегонии устроены более сложно (рис. 23, 2). По форме они напоминают колбочку. В нижней (широкой) части архегонии имеют двухслойную стенку. Эта его часть называется брюшком. Внутри брюшка находится несколько яйцеклеток. Узкая часть архегония – «горлышко колбочки» – имеет одноклеточную стенку. Эта часть называется шейкой. Антеридии и архегонии у видов сырых местообитаний образуются на гаметофоре ранней весной, сразу после схода снега, пока талая вода, необходимая для передвижения антерозоидов, не сошла. В шейке зрелого архегония образуется слизистый канал, по которому антерозоиды попадают в брюшко. В брюшке оплодотворяются сразу несколько яйцеклеток, но в рост идет только одна из них. Она дает начало спорофиту – спороносному поколению мха с диплоидным набором клеток. Спорофит состоит из коробочки (в зрелом состоянии – коричневого цвета) на ножке, накрытой сверху, как плащом, колпачком – остатками наружных стенок архегония. Коробочка на ножке без колпачка (который часто отсутствует) называется спорогоном (рис. 24).

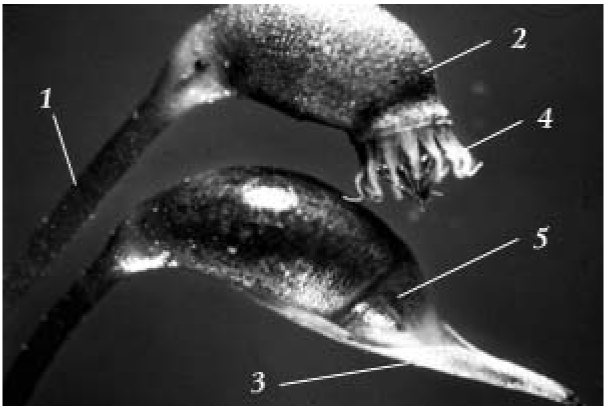


Рис. 24. Спорогон: 1 – ножка; 2 – коробочка; 3 – колпачок; 4 – перистом у открытой коробочки; 5 – крышечка

Спорофит вырастает примерно через месяц–другой после оплодотворения. Внутри незрелой коробочки содержится спорогенная ткань, состоящая из гаплоидных клеток. Зрелым спорогон становится после мейотического деления клеток спорогенной ткани, в результате которого образуются гаплоидные споры.

Вегетативное размножение

Половое размножение у мхов изучено достаточно хорошо. Однако существует множество видов, которые вообще никогда не производят спорогонов. Вегетативный способ размножения характерен для всех видов мхов без исключения. Новое листостебельное растение может развиться буквально из любого фрагмента гаметофита, даже из единственной клетки, а также (у некоторых видов) из клеток ножки спорофита.

Кроме этого имеются и специализированные органы для вегетативного размножения. Это выводковые почки и тельца (геммы) (рис. 25).

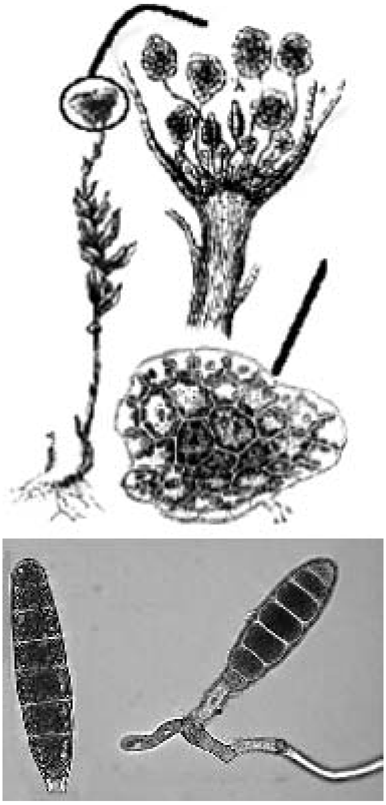


Рис. 25. Выводковые тельца мхов (геммы): внизу – прорастающее выводковое тельце с ризоидом

В зависимости от того, в какой части гаметофита образуется спорофит, листостебельные мхи делят на верхоп-

лодные и бокоплодные. Верхоплодные мхи имеют прямостоячий гаметофор, как правило, без боковых веточек. Спорофит у них вырастает из верхушки стебля (по крайней мере, верхней его части). Бокоплодные мхи имеют многочисленные боковые веточки, главный стебель не прямостоячий, а полегающий. Спорогоны образуются в латеральных частях стебля или на верхушках боковых веточек (рис. 26).

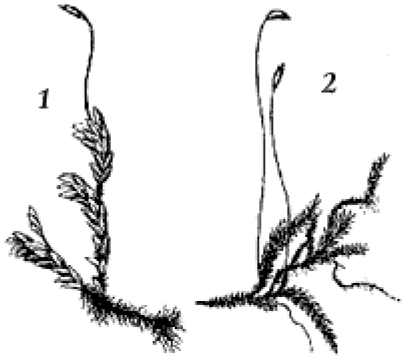


Рис. 26. Верхоплодные (1) и бокоплодные (2) мхи

ПОДКЛАСС АНДРЕЕВЫЕ МХИ (ANDREIDAE)

АНДРЕЕВЫЕ МХИ – это группа наскальных мхов (рис. 1, в). Они способны поселяться на монолитной каменистой породе, буквально вгрызаясь в каждую трещинку ризоидами. Формируют довольно плотные дерновинки. В клеточных стенках листьев андреевых мхов находится красный пигмент, благодаря чему растения имеют темно-красный цвет. Этот пигмент выполняет функцию светофильтра для хлоропластов, которые у этих мхов не способны нормально фунционировать при полном освещении.

Рис. 27. Растение андреевого мха с раскрытой коробочкой

В мире насчитывается около 100 видов андреевых мхов, большинство из которых произрастают в полярных регионах северного и южного полушарий. Некоторые виды растут в альпийском поясе гор тропиков.

Andreidae по некоторым признакам сходны со сфагновыми мхами, по некоторым – с печеночными и бриевыми. Так, их листостебельный гаметофит по внешнему виду напоминает гаметофит кукушкина льна (род Polytrichum). Так же, как и у бриевых мхов, листья имеют центральную жилку. Так же, как сфагновые мхи, андреевые имеют пластинчатую протонему. Коробочка андреевых мхов раскрывается на несколько створок (рис. 27), как у печеночников, но в отличие от последних, верхние концы створок остаются соединенными друг с другом, что придает созревшему спорогону вид японского фонарика. Так же, как и у сфагновых мхов, у андреевых ножка спорогона очень укорочена, так что коробочка выносится вверх с помощью ложноножки, образующейся из гаплоидных тканей архегония.

КЛАСС ПЕЧЕНОЧНЫЕ МХИ (HEPATICAE)

Название «печеночники» эти мхи получили из-за внешнего сходства наиболее распространенного в Европе их представителя – маршанции – с формой печени. В Средние века часто лекарственные свойства растений определяли по внешнему сходству с соответствующим органом человека. Считалось, что Бог пометил каждое растение соответствующей формой, указывающей на их свойства исцелять болезни тех органов, на которые они похожи по внешнему виду.

В мире насчитывается около 8500 видов печеночников, которые распространены во всех климатических зонах – от тропиков до полярных широт. Хотя среди них имеются виды, способные расти в крайне засушливых местообитаниях или в водоемах, большинство все же встречается в умеренно увлажненных, таких как сырые луга, берега речек.

Преобладающим поколением в жизненном цикле печеночников является гаметофит, который может быть как олиственным (подкласс Юнгерманниевые), так и талломным (подкласс Маршанциевые). Размеры его у разных видов колеблются от 0,15 до 25 см (рис. 28, 29).

У юнгерманниевых печеночников листья располагаются на стебле в двух боковых рядах и, в отличие от бриевых мхов, не имеют жилки. Кроме того, на так называемой «брюшной»

Рис. 28. Представитель подкласса маршанциевых печеночников

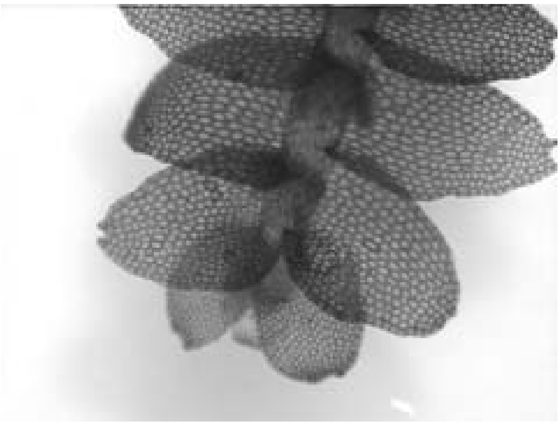


Рис. 29. Представитель подкласса юнгерманниевых печеночников

стороне стебля (т.е. там, где он соприкасается с землей) у них имеются брюшные листья, или амфигастрии (рис. 30). Как юнгерманниевые, так и маршанциевые прикрепляются к субстрату ризоидами.

Вегетативное размножение печеночников осуществляется путем ветвления стебля (вновь образовавшаяся веточка отделяется от материнского растения и продолжает рост самостоятельно) или с помощью специализированных выводковых органов. Последние представляют собой корзиночки с выводковыми почками (рис. 31). По внешнему виду эти корзиночки могут быть серповидными, чашевидными или бутылковидными

. Генеративное размножение осуществляется специализированными половыми органами – антериди-

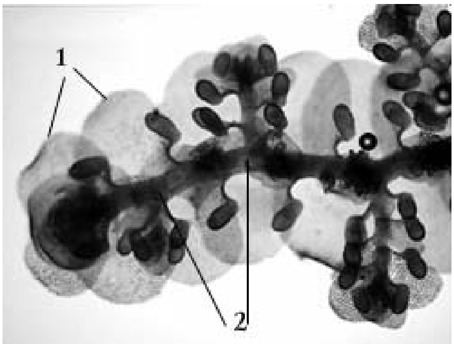


Рис. 30. Юнгерманниевый печеночник: 1 – листья; 2 – амфигастрии

Рис. 31. Корзиночки с выводковыми почками у маршанции

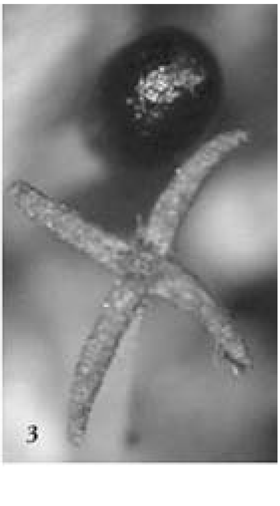


Рис. 33. Спорофит печеночников: 1 – незрелый; 2 и 3 – зрелый, после рассеивания спор

Рис. 32. Антеридии у маршанции

ями и архегониями (рис. 32). Оплодотворение осуществляется в жидкой среде. Из оплодотворенной яйцеклетки вырастает спорофит, состоящий из коробочки со спорами на ножке (рис. 33, 1)

Зрелая коробочка раскрывается на четыре створки, благодаря чему происходит рассеивание спор (рис. 33, 2, 3). Спора дает начало новому гаметофиту.

Рис. 34. Незрелый спорогон у антоцеротовых

КЛАСС АНТОЦЕРОТОВЫЕ (ANTHOCEROTOPSIDA)

Антоцеротовые – самый маленький класс в отделе Bryophyta. Виды этого класса распространены по всему земному шару и произрастают во влажных тенистых местообитаниях. Гаметофит внешне похож на таллом маршанциевых. Спорофит имеет апикальную меристему и поэтому постоянно растет вверх. Говорят, что он напоминает рога (рис. 34). Споры созревают, начиная с нижней его части. Зрелый спорофит раскрывается сразу по всей длине.

СОДЕРЖАНИЕ

ДРЕВНЕЙШИЕ НАЗЕМНЫЕ РАСТЕНИЯ
О чем рассказывают ископаемые остатки 3
Куксония 3
Загадочные растения 3
Колючие растения 5
Райниевый черт 6
Дальнейшие события 7
Каламиты 8
Лепидодендроны 9
Голосеменные растения 10

МИР ХВОЩЕЙ
Введение 15
Внешнее строение 15
Анатомия 16
Генеративные органы 18

СЛОВО О МХАХ
Первое знакомство 20
Кого относят к мохообразным? 21
Жизненный цикл мохообразных 21
О различиях между мхами и печеночниками 22
Строение печеночных мхов 22
Жизненные стратегии мохообразных 23

УДИВИТЕЛЬНЫЕ БОЛОТА
Растения, из которых состоит торф 24
Как устроено болото? 25
Что такое заболачивание 26
Виды заболачивания и типы болот 28
Немного о растениях болот 30
Кладовая, но не только солнца... 31

ИЛЛЮСТРИРОВАННЫЙ КОНСПЕКТ ДЛЯ УЧИТЕЛЯ ПО ТЕМЕ «МХИ» 32